

Dr. Felek G. (ed.) A cönológiai szukcesszió kérdései : 83 - 119, Biológiai  
Tanulmányok 12, Akadémiai  
Kiadó, Budapest,  
1985.

## A FITOPLANKTON SZUKCESSZIÓJA

PADISÁK JUDIT

Természettudományi Múzeum Növénytára, Budapest

### I. BEVEZETÉS

A fitoplankton szukcessziója az egyik legrégebben vizsgált téma a hidrobiológiában. Ennek következtében számos rész kérdésben vannak megbízható adataink, születtek a lényegét jól interpretáló munkák, ugyanakkor ezek minősítése, értelmezése, összekapcsolása igen nehéz.

Jelen dolgozatnak nem lehet célja, hogy a fitoplankton szukcessziójának minden kérdését tárgyalja. Így pl. nem lesz szó az óceánok, az áramló és efemer vizek fitoplanktonjáról, vagyis (egy kivétellel) csak a nagyobb kiterjedésű természetes tavakéira, s főleg a mérsékelt öviekéire szorítkozunk. Ezen belül nagyobb arányban szerepelnek a sekély vizek, mert a hazai vonatkozások ezt kívánják. Nem tekinthetünk el azonban a rétegzett, mély tavak vizsgálatait során kapott eredmények tárgyalásától sem, mivel ezek a szukcesszió kutatásnak klasszikusabb és sok tekintetben könnyebb objektumai is, mint a sekély tavak. A fenti megszorításoktól függetlenül, helyet kapnak a kérdéskör (nemcsak fitoplankton-társulásokat érintő) olyan sarkallatos pontjai, mint a szukcesszió és az egyéb időbeli változások (fluktuáció, periodicitás, ciklusosság) viszonya, a skálázás, illetve a skálarrelativitás, a direkcionális vagy a tér-idő jelleg. Nem hagyhatjuk figyelmen kívül a fitoplankton speciális jellegéből adódó különbségeket, így beszélni kell a fitoplankton „természetéről”, s itt olyan kérdésekről is, hogy egyáltalán társulás-e a fitoplankton, ha nem, miért nem, ha igen, akkor milyen jelenségek utalnak erre.

Végül utalok arra, hogy ugyanúgy, mint bármely más ökológiai témakörben, itt is fennállnak azok a nehézségek, melyek a „terminológiai zűrzavarból” erednek, vagyis, hogy pl. egy olyan gyakori és ártatlannak látszó kifejezés, mint az „ecology of phytoplankton communities” egyáltalán nem biztos, hogy „fitoplankton-társulások ökológiája”-ként fordítandó. A dolgozatban felsorakoztatott, szögletes zárójelben folyamatosan számozott bővebb példaanyagot azért tartom szükségesnek, mert a fitoplankton-társulá-

sokról koránt sincs lehetőségünk olyan „benyomások” kialakítására, mint a teresztris növény-, de akár a sokkal nehezebben képszerűsíthető állattársulásokról.

## II. TERMINOLÓGIAI ÉS MEGKÖZELÍTÉSI PROBLÉMÁK

### II. 1. A FITOPLANKTON-TÁRSULÁSOK „TERMÉSZETE”

A planktonikus algafajok *generációideje* széles intervallumban változik, természetes vizekben, nyáron a 3 óra—20 nap határok durván jellemzőek. Ez mintegy két nagyságrendnyi különbséget jelent, ami egy klimax teresztris növénytársulást alkotó egyedi populációkra is kb. megfelelő, csak annál *jóval rövidebb*.

A *plankton* (nemcsak a fitoplankton!) lebegő, *aljazathoz nem kötött*, azt nem igénylő közösség, tehát az egyedek térbelileg állandóan aktívan vagy paszszívan mozognak. A fitoplankton életideje a zooplanktonéhoz (durván: *Ciliata*, *Rotatoria*, *Crustacea: Cladocera*, *Copepoda*) képest rövidebb, egyes esetekben bizonyos fajkombinációkra nézve a legjobb esetben is azonos. A két csoport tagjai a planktonikus jellegből adódóan „össze vannak keverve”, ráadásul egy olyan közegben, mely a fitoplankton tápoldatának is felfogható. Ebből következik az, hogy a *fitoplanktonnal és a zooplanktonnal kapcsolatos kutatások* (s többé-kevésbé a vízkémia is) kezdettől fogva együtt haladtak, így *nem* olyan *elszigeteltek*, mint sokszor az azonos területen folyó szárazföldi botanikai, zoológiai, esetleg talajkémiai vizsgálatok. Metodikai tekintetben is sokkal több a hasonlóság.

A tavainkban található planktonalgák öt alगतörzsbe (*Cyanophyta*, *Euglenophyta*, *Pyrrophyta*, *Chrysophyta*, *Chlorophyta*) tartoznak, amiben egy prokariota törzs is benne foglaltatik, az eukariotáknál viszont törzsenként nem is csak egy nagyobb evolúciós zsákutcát találunk (lásd pl. ERDŐS 1982), emiatt rendkívül nagy *morfológiai*, de főleg *genetikai és élettani diverzitással* kell számolnunk.

A fitoplankton-társulásokra ugyanazok az *éghajlati és klimatikus* viszonyok hatnak, mint a teresztris növénytársulásokra, hatásuk azonban látványosan különböző, mert az előbbieket „*életideje*” sokkal *kisebb* az esetünkben középpontban álló *mérsékelt éghajlati öv évszakainak a hosszánál*. Emiatt eleve feltételezhetjük, hogy az abiotikus és biotikus stresszeltség is erős szezonalitást mutat, amin felül számolnunk kell a kettő évtizedeken át, ciklusosan jelentkező arányeltolódásaival is. Így a különböző ciklusosságok egymásra épülnek, amit mint *hierarchikus ciklusosságot* értelmezhetünk.

A fentieket összegezve tehát a fitoplankton-társulásokra jellemző, hogy nem szesszilisek, kicsi a generációidejük, iger számottevő a morfológiai, genetikai és élettani diverzitásuk, életidejük a nagy abiotikus változásokhoz képest rövid.

Az előző tanulmányt, valamint az eddigieket olvasva, a fitoplankton-társulások „aklimax” jellege kétségtelennek látszik, de ha ezt elfogadnánk, akkor eleve elvetnénk annak a lehetőségét, hogy a fitoplankton szukcessziójáról beszéljünk, mert a korábban idézett WHITTAKER-i (1974) gondolatmenet (vö. FEKETE G. tanulmányával) szerint „a kataklimaxban már felléphet szukcesszió” — előtte tehát nem (a szerző)! A fitoplankton és a vetési gyomtársulások közt vont gyakori analógia pedig nemhogy érthetőbbé tenné az előbbi viselkedését, de egyenesen megtévesztő. Mert igaz ugyan, hogy mindkettőben rövid az életidő és fontos az abiotikus stresszeltség (de mennyire más módon, mint azt látni fogjuk), az viszont már nem, hogy a fitoplankton-társulásban mindig viharos aspektusváltások lennének, hogy a generációidőhöz mérten nagy lenne a demográfiai hullámozás (a *Ceratium hirundinella* — fecskemoszat — a Balatonban pl. júniustól október — novemberig tartja kb. 10 ezer egyed/liter körüli egyedszámát mintegy 6 — 10 napos generációidő mellett, de más példákat is lehetne sorolni), a szervesanyagtermelés nagysága meglehetősen relatív, s nyáron a tápanyagok (mint az majd a limitációs kérdéssel kapcsolatban előkerül) biomaszában kötöttek. De jellemző különbség az is, hogy a fitoplankton-társulások is lehetnek elég széles intervallumban rezisztensek az idegen elemek betelepülésével szemben, s szukcessziójuk direkcionálisát sokszor fel lehet ismerni.

## II. 2. A SZUKCESSZIÓ SKÁLÁZOTTSÁGA, SZUKCESSZIÓ, FLUKTUÁCIÓ, PERIODICITÁS, IDŐBELI VÁLTOZÁS

Az algtársulások időbeli változásait általában négyféle közelítésben vizsgálják. *Direkcionális\* szukcesszió* (directional succ.) beszélünk, ha a fitoplankton-társulás szerkezetében évek, évtizedek alatt bekövetkező változásokat figyelik. *Szezonális szukcesszió* (seasonal succ.) néven az egy év alatt hétről hétre, *napi szukcesszió* (daily succ.) alatt az egy nap alatt óráról órára, míg *transziens szukcesszió* (transient succ.) alatt az egyik percről a másikra történő változásokat értik. Ugyanilyen alapon lehet találkozni a havi (monthly) és heti (weekly) szukcesszió kifejezésekkel is.

\* A kifejezés roppant szerencsétlen, mert felteszi a nem direkcionális szukcesszió létét is. Itt a direkcionális szukcesszió, mint típus nem tévesztendő össze a szukcesszió, mint folyamat direkcionálisával.

Ennek a felosztásnak a nem túl meggyőző „zsargon”-jellege abból adódik, hogy a — főleg angolszász — szakirodalom szukcessziónak nevez válogatás nélkül minden olyan változást, mely a fitoplankton-társulás szerkezetében *az időben* lezajlik. Az, hogy a szukcesszió *nemcsak idő, hanem tér-idő folyamat is*, a legtöbb esetben fel sem merül. Ennek okairól a III.-ban szólnunk. Az egyes szerzők által a fitoplankton időbeli változásaira javasolt „periodicitás” fogalom (lásd Vörös—Kiss, 122. o.) sem kellően meg-alapozott, de nem is elterjedt.

Nem tisztázott, hogy a fent említett kategóriák (szezonális, napi . . . stb. szukcesszió) közül melyiknek, mikor, milyen feltételek között van szerepe a szukcesszióban, s az sem, hogy a *szukcesszió több, mint időbeli változás* annyiban, hogy *direkcionális jellegű, s folyamán* nemcsak „változások”, hanem *minőségi változások* zajlanak le.

A *fluktuáció*, mint fogalom időnként, de sokkal kevesebb esetben, mint szükséges lenne, előkerül, részletesebben nem indokolják, és főleg akkor használják, ha a leírt jelenség oszcillatív jellegű.

Habár a trópusi, illetve arktikus tavak (főleg az utóbbiak) kívül esnek e munka keretein, említeni kell, hogy a nagy éghajlati öveknek megfelelően a fitoplankton-társulások időbeli változásai *különböző skálázást* igényelnek az évszakosság megléte vagy hiánya, illetve a különböző időjárási, klimatikus paraméterek változási intervallumainak megfelelően is, de azért is, mert pl. egy északi, hideg vízű tóban a szezonalitástól függetlenül lassabbak a fitoplankton változásai, márcsak annál a közhelyszerű ténynél fogva is, hogy a biológiai folyamatok sebessége hőmérséklet-függő.

A *fitoplankton-társulások szukcessziója alatt a következőkben a társulásmin-tázatok olyan sorozatos időbeli transzformációit értem, amelyek minőségi válto-zással járnak és direkcionális jellegük felismerhető.*

## II. 3. A SZUKCESSZIÓ VONATKOZTATÁSI ALAPJA

A fitoplankton szukcessziójáról elsőprő fölényben a szezonális szukcessziós kutatások számolnak be. A század eleje óta ismeretes az a tény, hogy a mély tavak tavaszi átkeveredését (FELFÖLDY 1981a, 43—49. o.) követően nagy mennyiségben szaporodnak el a kovaalgák, aztán mennyiségük csökken, ősszel esetleg ismét kissé nő. Nyáron alacsonyabb az algák egyedszáma, amin belül a zöldalgák, a páncélos ostorosok, esetleg a kékalgák dominálnak. A nyár végi—őszii egyedszámcúcsot valamelyik kékalga faj (fajok) adja. Télen, főleg jég alatt az egyedszám alacsony, s a kis méretű ostorosok domi-nálnak. A vázolt dinamika a mérsékelt égöv tavaiban elég gyakori ahhoz, hogy általánosnak vehessük. Jócskán akadnak kivételek is, pl. a Fertő

nyári egyedszámmaximumát a nyíltvízben (2. ábra/1.) a zöldalgák, a belső tavakban a *Cryptomonas* vagy a *Rhodomonas* fajok adják (2. ábra/6.), a két terület között ezek keveréke jelenik meg, és az egyedszámcúcs sokkal kevésbé kifejezett (2. ábra/2—5.), de pl. a Balaton az általános típust követi. Sok tó vizsgálata nyomán nyilvánvalóvá vált, hogy az *alगतársulások aszpektuális viselkedést mutatnak*. Ennek alapján egyes szerzők az egyébként „tavaszi fitoplankton”, „nyári fitoplankton” stb. névvel illetett algaegyütteseket aszpektusokként írták le.\*

A különböző szezonális szukcessziós mintázatok függetlenül attól, hogy milyen mennyiségi, illetve dominanciaviszonyok jellemzik őket, néhány nagyon fontos, általános tulajdonsággal is rendelkeznek. Ilyen, hogy:

- a szezonális szukcesszió azonos tó esetében évről évre többé-kevésbé azonos lefolyású, vagyis nagyjából ugyanazok a fajok hasonló időbeliséggel jelennek meg;
- bizonyos tótípusok esetén hasonló szezonális mintázatokat találunk, s még a fajok jó része is azonos (pl. az európai mély tavakban az *Asterionella formosa* és az *Oscillatoria rubescens*, mint alapvető fajok vagy pl. a Balatonban és sok más tóban a *Ceratium hirundinella* és az *Aphanizomenon flos-aquae* egymásutánisága (lásd pl. WHITING—BROTHERSON—RUSHFORTH 1978, SQUIRES—WHITING—BROTHERSON 1979 stb.), de ha a genusz-szintű azonossággal megelégszünk, akkor még jobban körvonalazható csoportok adódnak;
- az időjárás éves alakulása nagymértékben befolyásolja a szukcesszió éves menetét.

[1.] RUTTNER (pl. HUTCHINSON 1967) igen korán megállapította, hogy a lunzi Untersee-ben rendszeresen megjelenő két alga, a *Staurastrum cingulum* és a *St. luetkemuellerei* (*Desmidiaceales*) közül a *St. cingulum* csak akkor válik a másik felett dominánssá, ha a nyári vízhőmérséklet huzamosan 15 °C felett van, egyébként a másik a domináns. Ez a példa a hőmérsékleti koordináta mentén történt niche-felosztásnak is tekinthető. Ennél sokkal nagyobb mértékben is megnyilvánulhat az időjárás hatása pl. a vízvirágzások bekövetkezte terén. (A kérdés bizonyos víztípusokra nézve részletes hazai irodalmát lásd KISS 1955, 1958 munkáiban.)

Ez utóbbi sajátság, valamint az alगतársulások terresztris összehasonlítást véve, igen nagyfokú változékonysága vezette HUTCHINSONT (1967) arra a megállapításra, hogy (gondolatmenetét idézem) miután az algafajok na-

\* A kérdést részletesebben tárgyalja PANKIN (1945). Az alगतársulások megnevezése nem követi a BRAUN-BLANQUET által a terresztris növénytársulásokra kialakított terminológiát (az alगतársulásokat nem „étumozzuk”), bár erre is voltak törekvések. HUTCHINSON (1967) említ jó néhány algaasszociáció-típust (lásd: FELFÖLDY 1981a, 90—93. o.), de a gyakorlatban ezek sem terjedtek el.

gyon gyorsan szaporodnak, húsztól néhány száz generációjuk is lehet egy évben, így egyetlen év szárazföldi értelemben jégkorszaknyi idő. Ezért a „tavaszi fitoplankton”, „nyári fitoplankton” ... stb. algaegyütteseket *nem egy társulás aspektusainak, hanem különböző asszociációknak* kell felfogni. (Miután HUTCHINSON ezt a javaslatot felveti, ugyanabban a munkájában részletesen vizsgálja azokat a törvényszerűségeket, melyek a fitoplankton éves szukcesszióját meghatározzák. Ezek szerint asszociációk szukcessziójáról kellene beszélnünk?)

HUTCHINSON másik, *plankton-paradoxon*-ként ismertté vált gondolata (HUTCHINSON 1961) arra keresi a választ, hogy miképp lehet az, hogy a vízben, mint homogén, de folyamatosan változó „környezetben” (= milióban vő. JUHÁSZ-NAGY 1970) néha száznál is több algafaj él együtt, holott az ilyen dinamikusan változó „környezetnek” az egyfajú társulás felelne meg a legjobban, csak az lehetne egyensúlyban.

HUTCHINSON iménti két gondolatából nem kimondva, de szemléletében egy olyan tudományos iskola fejlődött, mely a fitoplankton-társulást egy, a fizikai-kémiai miliónek megfelelően „összeverődött” társaságként, nem pedig egy valamilyen más módon is regulált cönológiai formációként kezelte. Ebben valószínűleg nem kis szerepet játszott a GLEASON-i (1926) individualisztikus társulásfelfogás („minden populáció „individualisztikusan” viselkedik, azaz más-más kényszerfeltételek megszabta okból él egy adott helyen”; vő. JUHÁSZ-NAGY és VIDA 1978, 344–345. o.) begyűrűzése a hidrobiológiába.

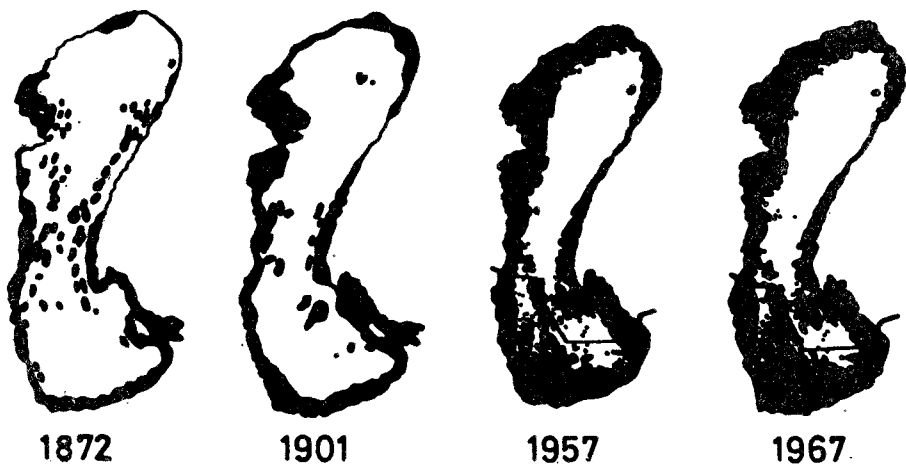
A plankton-paradoxonra elég sok reflexió látott napvilágot közvetlenül a publikálás után, de kb. 1965-től és a hetvenes években alig egynéhány. Mostanában kezdik ismét gyakrabban idézni (McCAULEY—BRIAND 1979, WALL—BRIAND 1980, TILMAN és mtsi. 1982). Az utóbbi közleményben a fitoplankton irodalomban rendkívül ritka niche-interpretációkra találunk egy példát. Ezzel kapcsolatban részletezés nélkül annyit jegyzek meg, hogy eléggé világos, hogy a plankton-paradoxon „megoldását” leginkább niche-felosztási, illetve készlet-felosztási modelleken keresztül kell keresni, mint arra már szép kísérletek (TILMAN 1977, 1981, TILMAN és mtsi. 1982) is történtek. A jelenség hátterében az állhat, hogy a hetvenes években világméretben és hirtelen jelentkeztek az eutrofizációs problémák, melyek párosulva az IBP sugallta sokszor egyoldalúan produktív-funkcionalista irányzattal a cönológiai és szukcessziós kutatásokat a háttérbe szorították. Kb. napjainkra fejlődtek odáig az eutrofizálódási és az ezzel kapcsolatos (pl. modell-) kutatások, hogy sok esetben nem lehet a vizsgált kompartmentek (pl. „a fitoplankton”) belső viselkedésének ismerete nélkül továbblépni.

Eddig láttuk, hogy a hidrobiológia némileg másként (más skálázással, más terminológiai alapon) közelíti meg a szukcesszió problémáját, s így

önként merülhet fel a kérdés, hogy vajon miképp lehet a teresztris növény- és a fitoplankton-társulásokat egy társulásfogalomba összevonni úgy, hogy azért a nyilvánvaló különbségek is világosak maradjanak, ami az operativitás alapvető feltétele. Erre egyféle lehetőséget ad a *koordináltság* fogalmának bevezetése, értve alatta JUHÁSZ-NAGY és VIDA (1978, 395–396. o.) után azt, hogy egy társulás annál koordináltabbnak tekinthető, minél több „kópiában” és minél nagyobb hűséggel tudja állományait különböző helyeken és némileg más körülmények között létrehozni. Így a fitoplankton-társulások fő sajátága, hogy a szenzuális egyértelműség sokkal kisebb foka mellett, a koordináltság sokkal kisebb foka (de nem a hiánya!) jellemzi őket. A koordináltság jeleként foghatjuk fel a fentiekén kívül azt is, hogy a természetes algatársulások eléggé rezisztensek idegen elemek betelepülésével szemben, s hogy a perturbációknak sok esetben nem kis mértékben ellenállnak (ennek legszembetűnőbb jele, hogy — bár meglehetősen nehéz dokumentálni — az eutrofizálódás „késik” a durván folyamatosan növekvőnek tekinthető tápanyag-terheléshez képest).

### III. A SZUKCESSZIÓ, MINT TÉR-IDŐ FOLYAMAT

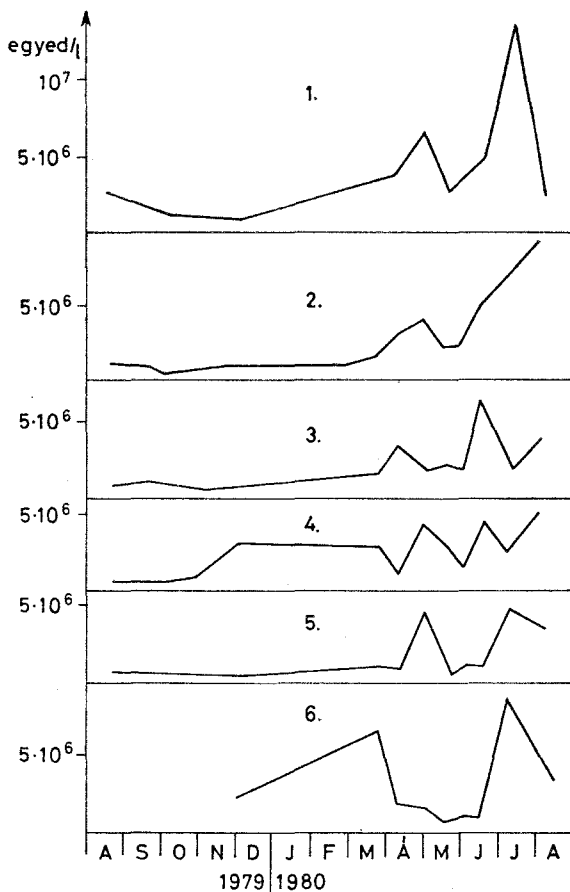
Korábban (II. 2) felmerült, hogy a szukcesszió fogalmát a fitoplankton-társulásokkal kapcsolatban *időbeli* változások leírására használják. Itt rögtön az elsőként adódó kérdés, hogy miért van ez, amikor, mint láttuk (vö. JUHÁSZ-NAGY, FEKETE tanulmányai) a szukcesszió tér-idő folyamat. Leg-



1. ábra. A Fertő part menti emerz makrovegetációjának előretörése (feketével) 1872 és 1967 között (BURIAN—SIEGHARDT 1979 nyomán, a Dr. W. Junk BV. Publ. szíves engedélyével)

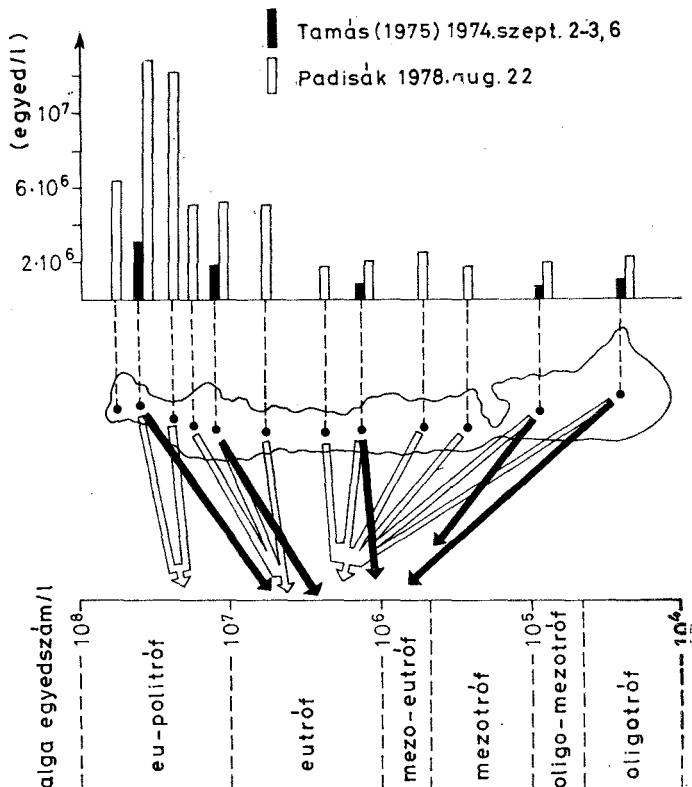
fontosabb okként kiemelendő, hogy a fitoplankton léte víztérhez kötött, így minden esetben azonális. A társulás „terjeszkedésének” igen jól definiált gátat szab a meder mérete. Némileg más a helyzet a fitoplankton-társulás visszaszorulása (pl. a tóparti makrovegetáció előrenyomulása miatt) esetén. Itt különleges körülmények között a fitoplankton szukcessziójának tér-idő jellegére is következtetni lehet.

[2.] A Fertő az 1860-as években kiszáradt. Az emerz makrovegetáció térhódítása a vízzel való ismételt feltöltődés után az 1. ábrán látható. Ha ma a tóban É → D irányú sorozatos mintavételeket végzünk az Ausztriával határos nyíltvíztől a különböző mértékben nádassal szabdaltságot területeken át a náddal egészen körülvett belső



2. ábra. A fitoplankton mennyisége a Fertő magyarországi területének nyíltvízi részétől (1) a félig-meddig zárt részekben (2, 3, 4, 5) keresztül a nádassal teljesen körülvett belső tavakig (6)





3. ábra. A fitoplankton mennyisége a Balaton hossz tengelye mentén a jelzett időpontokban

tavakig, akkor a kapott társulásképről feltételezhetjük, hogy informatív arra nézve, hogy milyen irányú szukecassió zajlott le az elmúlt évszázad során pl. a déli oldalon levő belső tavak területén. Egy ilyen vizsgálatnak pusztán az egyedszámokkal bemutatott eredményeit látjuk a 2. ábrán (PADISÁK 1981). A fajösszetétel különbségeit korábban érintettük (86-87. o.).

Szerencsés tó-morfometriai adottságok esetén az eutrofizálódással kapcsolatos szukecassió tér-idő jellege is reprezentálható. Ilyen tó a Balaton, melynek mederalakja erősen hosszúkas, a legfőbb szennyezőforrás (a Zala) az egyik végét éri, s négy olyan medencére tagolható (egy a Tihanyi félszigettől ÉK-re, három DNy-ra), melyek önálló áramlási sajátságokkal jellemezhetőek.

[3.] A Balaton a 60-as évek végétől rohamos eutrofizálódásnak indult. A tó különböző medencéi között addig is voltak a fitoplanktonban bizonyos összetételi, illetve mennyiségbeli különbségek, de korántsem akkorák, mint később. 1978 nyarán végeztünk egy vizsgálatot a Balaton hossz tengelye mentén. Eredményeit a 3. ábrán

láthatjuk, melyre egy korábbi vizsgálat eredményeit is felrajzoltuk. Az adatokat diverzitás- és clusteranalízissel elemeztük. A mintánkénti fajszám és SHANNON-diverzitás tóközepi minimumot mutatott. A clusteranalízissel élesen el lehetett határolni a Szigliget—Badacsony—Révfülpő sávtól keletre és attól nyugatra eső tóterületeket. A mikroalgák (maximális hosszúság  $< 10 \mu\text{m}$ ) Keszthelyi öblös clustermagja legalább egy mintavételi ponttal keletebbre húzódtott, mint a makroalgáké (maximális hosszúság  $> 10 \mu\text{m}$ ). A fajszám és a diverzitásminimum ugyancsak. A további részleteket mellőzve (lásd PADISÁK 1979) a fenti eredmények időbelileg a következőképp interpretálhatók: Trofitás szempontjából a tó 1977-ben két jól definiáltan különböző részre oszlott, egy keletre és egy nyugatra. A kettő között, a Szigliget—Badacsony—Révfülpő által határolt törészen egy választó terület volt, melyet eutrofizációs frontnak nevezhetünk. Itt más volt az algatársulás jellege, mint akár ettől keletre, akár nyugatra. A front haladása Ny  $\rightarrow$  K irányú, fő mozgatója a Zala tápanyagterhelése. A front legelején (legkeletebbre) az *r*-stratégista mikroalga fajok a jellemzőek, melyek fokozatosan „teret hódítanak” az „eredeti”, keletre eső társulástól. Az ezután következő frontszakaszt az *r*-stratégista nem-mikroalgák jellemzik. Az eutrofizációs front mögött (nyugatra) egy nagy produktivitású fajokból összetevődő, de kiegyenlített, magas diverzitású és fajszámú, nagyobb perzisztenciájú társulás alakult. A front előtt (keletre) egy ugyanilyen volt, de jóval alacsonyabb produktivitású. Pionír jellegű társulásnak tehát ebben az esetben nem a legeutrófabb Keszthelyi öblöt kell tekinteni, hanem éppen a Szigliget—Badacsony—Révfülpő sávjában levőt. Kérdés, ha később hasonló vizsgálatot végeznénk, akkor hol jelölhetnénk meg ezt a sávot? Milyen mérvű a „clusterelmozdulás”, mely az adott esetben a szukcesszió hatékony fokmérője lehetne.

#### IV. A HOSSZÚ TÁVÚ SZUKCESSZIÓ ÉS A RÖVID TÁVÚ VÁLTOZÁSOK

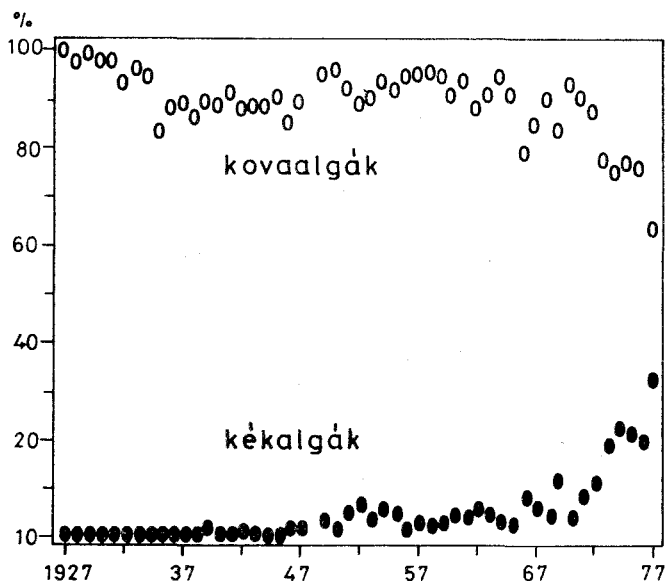
A hosszú távú szukcesszió (amit „direkcionálisnak” neveznek lásd 85. o.) áll talán a legközelebb a terresztris közelítéshez, de erre vonatkozó hidrobiológiai tanulmány igen kevés van. Ennek fő oka az, hogy a nem-taxonómiai algológiai kutatásoknak mindössze 70—80 éves hagyományuk van, s csak mostanában kezdenek gyűlni az ilyenféle összehasonlítást lehetővé tevő adatsorok. Másrésztől viszont éppen azok a tavak, melyeknek kutatását a század elején megkezdték (pl. a Balaton is), vannak leginkább kitéve az eutrofizálódás veszélyének, s emiatt valójában nem megítélhető, hogy a vizsgálat tárgyát képező változások az erős tápanyagterhelés, vagy valami egyéb következményei. (Hozzáteszem, hogy éppen direkcionális jellege miatt a mesterséges eutrofizáció is tekinthető — degradatív — szukcesszióknak.) Az említett adathiányból ered az, hogy nem tudjuk, hogy egy-egy mérsékelt övi algatársulás (illetve annak szezonális mintázatai) egy adott helyen mennyire állandó, hány éven (évtizeden? évszázadon?) át ismétlődik mesterséges külső behatások nélkül. (A [2.] erre nézve egyféle közelítés-

ben választ ad, de ettől nyitott marad a kérdés olyan tavak esetén, melyek hirtelen mélyülnek.)

Nem véletlen tehát, hogy azok a közlemények, melyekből a hosszú távú szukcesszióra következtetni tudunk, az eutrofizálódás témája köré csoportosulnak.

[4.] A Michigan-tóból az 1920-as évek óta ismeretesek fitoplankton mennyiségi adatok (MAKAREVICZ—BAYBUTT 1981, BAYBUTT—MAKAREVICZ 1981). A tóban a kékalgák és a kovaalgák aránya az előbbieket felé tolódott el századunkban (4. ábra). A változásokban jelentős szerepe lehet a N/Si és a P/Si arányok növekedésének (a szennyezett befolyók nagyobb arányban hoznak be nitrogént és foszfort, mint szilíciumot), de a legegyszerűbb korrelációt a  $[Na^+]$  növekedésével kapták. A  $Na^+$  felszaporodása urbanizációs hatás, a házi- és az ipari szennyvíznek, de legfőképp az utak mértéktelen sózásának a következménye. Kulturális kísérletekben megállapították, hogy a kékalgák bizonyos fajtái növekedésükhöz 4,5 mg/l körüli  $[Na^+]$ -t igényelnek, s a Michigan-tó  $[Na^+]$ -ja századunkban 3 mg/l körüliről éppen 5 mg/l körüliire nőtt. Az Erie és az Ontario-tó  $[Na^+]$ -ja ugyancsak 5 mg/l körüli, s nyár végi kékalka dominancia jellemző, míg a szintén eutrofizálódó Huron tóban 3,8 mg/l  $[Na^+]$  mellett nem tapasztalható a kékalgák elszaporodása.

A mérsékelt övi algatársulások életidejére eddig a paleolimnológiai kutatások sem tudtak fényt deríteni. A korábbiakban jelzett nehézségek mellett, egy további jelentkezése is jósolható, ti., hogy ha rendelkezünk is majd

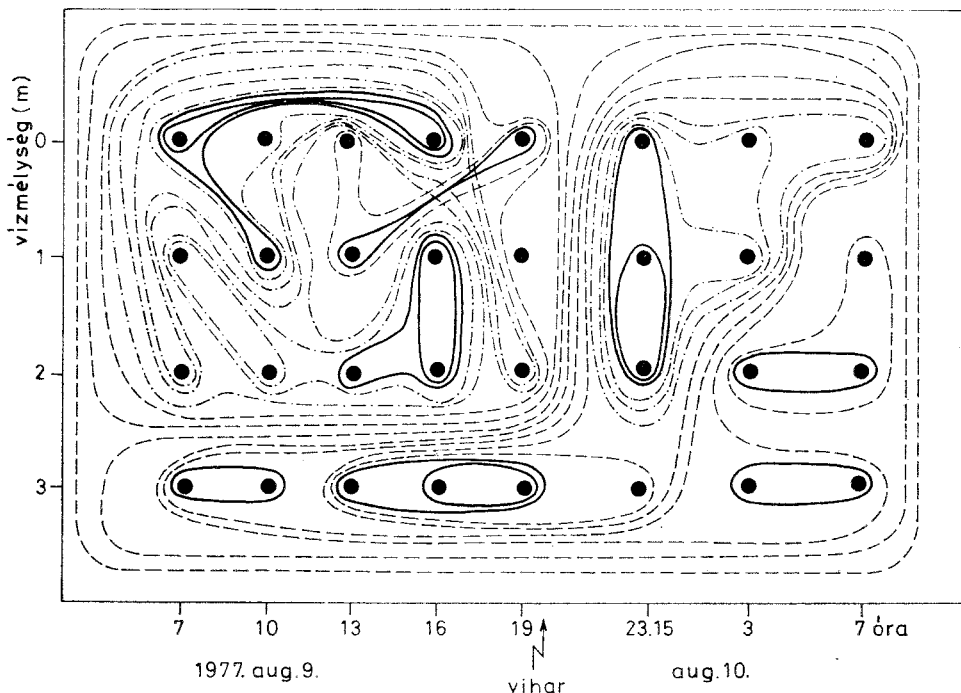


4. ábra. A kékalgák és a kovaalgák relatív gyakoriságának változása a Michigan tóban 1927 és 1977 között (MAKAREVICZ—BAYBUTT 1981 nyomán)

egy-egy „elég hosszú” algológiai adatsorral, a (pl. vízkémiai) háttéradatokkal az ún. ökológiai monitoring rendszerek fiatalosága, illetve fejletlensége miatt nem, ezért egyféle cönoklin-ökoklin összehasonlításra ezen a területen még hosszú ideig nincs sok remény.

Lényegesen nehezebb megítélni a rövid távú (napi vagy még kisebb időközben bekövetkező) változások igazi jelentőségét a szukcesszió direkcionálisának kialakításában. A kérdés felvetése, tekintve, hogy az algák igen sok fajának ekörüli a generációideje, mégsem értelmetlen. Az egy napon belül bekövetkező változásokat két-három óránként vett mintákkal lehet vizsgálni. Ezzel a módszerrel igen sok adatot lehet szerezni az algaársulásról, de ezeknek csak igen kis hányada (ha egyáltalán valamilyen hányada) visz közelebb a szukcesszió megértéséhez, oly nagyok a magából a mintavételből és a számlálás hibájából eredő eltérések.

[5.] A Balatonon 1977 nyarán végzett 24 órás vizsgálat (PADISÁK 1979) előtt hosszasan tartó csendes, meleg időjárás, „vasalt víztükör” volt, majd a vizsgálat napján, este, vihar tört ki. Ez — sekély tó esetén — azt jelenti, hogy az addig többé-kevésbé rétegzett fitoplankton-társulás a hullámozás és az esetleges egyéb áramlások miatt



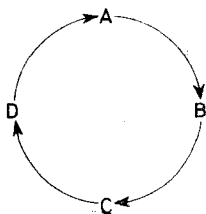
5. ábra. Az 1977. augusztus 9–10-én Tihanynál végzett 24 órás vizsgálat cluster-analízisének eredménye (a magyarázatot lásd a szövegben)

„összekeveredik” s esetenként nemcsak önmagával, hanem az alatta időnként kialakuló bentonikus algagyep (főleg nagyobb testű kovaalgák) fajaival is. Így a vihar egy erős bolygatásnak, perturbációnak tekinthető. Illusztrálja ezt a clusteranalízis alapján készült 5. ábra is. Az ábrán a fekete pontok az egy-egy időpontban, illetve mélységben vett mintában talált összes faj egyedszámát, mint adathalmazt jelölik. Ezek között számoltunk hasonlóságot Hummon-index (HUMMON 1974) és WPGMA fúziós algoritmus (SNEATH—SOKAL 1973) felhasználásával. A szokásos dendrogramos interpretálás helyett a következőket tettük: a mintaszám 36, ezért az összes fúziók száma 35. Ezt három részre osztottuk. Az első 12 fúzió során összekapcsolt adatsorokat („fekete pontokat”) vastag folyamatos, a második 12 során összekapcsoltakat szaggatott és pontozott, míg az utolsó 11 során összekapcsoltakat szaggatott vonalakkal kapcsoltuk össze, kerítettük körül. Ily módon az ábrán — szemben a szokásos dendrogramos megjelenítéssel — igen szemléletesen látszik a rétegek közti cönológiai különbségek vihar okozta elmosódása. Másnap reggelre jó néhány algafaj egyedszáma szignifikánsan alacsonyabb volt az előző reggelinél, így a viharnek, mint bolygatásnak szelektív mortalitásnövelő hatást lehet tulajdonítani, ami valószínűleg a vihar által felkevert szerves részecskékkel való állandó ütközéseknek köszönhető. Mindennek további jelentősége lehet a szezonális szukcesszió lefolyásában, amit a [16.]-ban részletezünk.

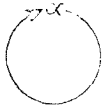
A „tranzien szukcesszió” lehetőségét azért vetették fel, mert elképzelhető, hogy az igen kis időközökben (percekben) mérhető változásoknak is szerepe lehet a szukcesszióban. Fontosságát bizonyító, vagy elvető kísérletes eredmény mindeddig nem látott napvilágot.

## V. A SZEZONÁLIS SZUKCESSZIÓ

A fitoplankton szezonális szukcesszióját sok szerző ciklikus szukcesszióként értelmezi az évszakos ciklicitás rá való erős hatása miatt. Ha az egyes szezonális koegzisztenciális mintázatokat HUTCHINSON nyomán (lásd II. 3., 87–88. o.) különálló asszociációknak tekintjük, akkor a fenti elképzelés az (1):



sémával írható fel, ahol (meglehetősen egyszerűsítve) *A* a tavaszi fitoplankton-asszociáció, *B* a nyári . . . stb. jelképe, és a ciklus egy évet jelent. Ha viszont — mint azt e tanulmány bevezető fejezetei sugallják — az évszakos eltéréseket aspektusváltozásoknak fogjuk fel, akkor a (2):



éves ciklusképhez jutunk, ahol  $\alpha$  a fitoplankton-társulás jelképe. E két durván egyszerűsített kép fedésbe hozható-e azzal a meggyőző ciklikus szukcesszió-sémával, melyet az előző tanulmány mutat (vö. FEKETE 48. o. 6. ábra)? Semmiképp se! Nem áll fenn pl. a viszonylag szabad szubsztituálhatóság kritériuma, így egy-egy szezon során az (1) szimbólumaival élve a  $B \rightarrow A$  vagy az  $A \rightarrow A$  változások átmeneti valószínűsége meglehetősen nagy számú háttéradat ismeretében infinitezimálisan kicsinynek mondható. A (2) sémával kapcsolatban viszont jogosan merülhet fel ellenérvként: miért nevezzük az aszpektuális változásokat szukcesszióknak? Ezeket a szárazföldi növénytársulások esetében nem szukcessziós változásoknak tartják, meghagyva azt a „kiskaput”, hogy az aszpektusváltozások bizonyos szakaszaiban (pl. a tavaszi magoncfejlődés idején) nagyobb a valószínűsége igazi szukcesszió fellépésének, mint máskor. Arra, hogy az aszpektuális változásokat fitoplankton-társulások esetén szukcesszióknak tekintsük a II.-ben részletezett okokon kívül még egy nyomós indokunk van, ti. az, hogy az aszpektusváltások esetükben fenetikailag mindenképp, de szó szerint értelmezve is nagyon sokszor bizonyos fajok „eltűnésével” és mások „előkerülésével” járnak. Így az aszpektusváltások során sokkal nagyobb az esélye „valódi” szukcesszió fellépésének. Itt nem lehet nem utalni arra, hogy a fitoplankton-társulások a szukcessziókutatásnak bizonyos szempontból sokkal „nehezebb” objektumai, mint a teresztris növénytársulások. Gondoljunk pl. arra, hogy a „terepen látó” cönológus egy-egy rövid, tájékozódó jellegű séta során is választ kap egy sor kérdésre. Meg tudja határozni a társulás jellegét, a fő fajok durva tömegességi arányait, felfigyelhet arra, hogy a társulás többi állományához képest milyen eltérések vannak stb. Ahhoz, hogy egy-egy fitoplankton-társulásról hasonló képet alkossunk, jól tervezett mintavételek sokaságára, hosszadalmas mikroszkópos munkára, s a legtöbb esetben modern osztályozási eljárások (pl. clusteranalízis) segítségére is szükségünk van. Egy másik nehézség, hogy kétségbeejtően keveset tudunk arról, hogy egy-egy faj, amikor éppen nem az az évszak van, amelyben találkozhatunk vele, akkor *hol van*? (Nem véletlen, hogy Európa legifjabb limnológiai kutatóintézete — Osztrák Tudományos Akadémia, Mondsee — a „resting stages” jelszót tűzte a zászlajára.) Amíg ugyanis, erősen vulgarizálva, pl. egy gyöngyvirágos tölgyesből a gyöngyvirág akkor is előkeríthető, amikor ottlétének semmilyen felszíni nyomát nem mutatja, addig a fitoplankton fajok jó része hasonló esetben semmilyen formában, és a lehető legbehatóbb vizsgálatokkal sem található meg. Valószínű, hogy sok esetben tényleges betelepüléssel és kipusztulással kell számolnunk egy-egy szezonon belül is. A fentiekből az is következik, hogy a fitoplankton-társulások egy-egy aszpektusképe a többire nézve sokkal kevesebb információt hordoz, mint a teresztris növénytársulásoké.

A fentieket szem előtt tartva, nem kerülünk elméleti zsákutcába akkor, ha a szezonális változásokat is szukcesszióknak, de nem ciklikus szukcesszióknak tekintjük. (Az utóbbi, mint azt a VI. mutatja, elég jól értelmezhető a fitoplanktonra is.)

E néhány bevezető meggondolás után példák segítségével megpróbálom — legalább vázlatosan — bemutatni azt a többé-kevésbé évszakosan változó környezeti háttérmentázatot, mely a fitoplankton-társulások szezonális szukcesszióját évről évre befolyásolja. Ez JUHÁSZ-NAGY bevezető tanulmányában említett cönoklin-ökoklin kérdés néhány lehetséges példáját is adja.

## V. 1. NÉHÁNY KIEMELTEN FONTOS KÖRNYEZETI VÁLTOZÓ

Az előbb jelzett témával a limnológiai szakirodalomban mint a *limitáció-limitáltság* kérdésével találkozunk, s napjainkban a fitoplankton-kutatásokról szóló közlemények legalább fele, valamiképp ehhez a témakörhöz kapcsolható. A következőkben a hőmérséklet, a fény, a szervetlen és szerves tápanyagok, a vitaminok, az allelopátia, a parazitizmus és a predáció hatását vizsgáljuk.

### V.1.1. A hőmérséklet

A hőmérséklet az elsőként vizsgált, de valójában rendkívül bonyolult tényező. A mély tavak hőmérsékleti rétegzettsége, illetve a tavaszi és őszi felkeveredése a legnyilvánvalóbban ciklusos jelenség, de sekély tavak esetén is számolni kell vele valamelyest a tavaszi nagyobb felkeveredés (SEBESTYÉN OLGA szép kifejezésével élve: tavasszal fellelegzik a tó), és a legújabb kimutatott másodlagos mikrosztratifikáció (ENTZ 1980) kapcsán. Tekintve azonban, hogy a felkeveredés, a jégtakaró megszűnte és a víz zavarossá válása miatt a víz alatti fényviszonyok, a hipolimnionból való anyagfeljutás miatt pedig a tápanyag-koncentrációk is alapvetően megváltoznak, igen nehéz a különféle hatások eredményét egymástól elválasztani, s a tavaszi kovaalga csúcsot kizárólag az emelkedő vízhőmérsékletnek betudni. A legújabb vizsgálatok arra utalnak, hogy a hőmérséklet a különböző tápanyagok felvehetőségének befolyásolása által fejti ki a hatását (YORDER 1979, LI 1980, RHEE—GOTHAM 1981a, TILMAN és mtsi. 1981, MECHLING—KILHAM 1982).

A hőmérséklet hatásának megismerése céljából sorozatos algakultúrás kísérleteket is végeztek. Megállapították, hogy az alsó és a felső kritikus hőmérsékleti pont általában igen széles intervallumot fog közre, s a növekedéshez szükséges optimális hőmérsékletek ( $T_{opt}$ ) nem mutatnak drasztikus

eltéréseket fajonként. A kovaalgák  $T_{\text{opt}}$ -ja rendszerint alacsonyabban van, mint a kék- és zöldalgáké (HUTCHINSON 1967), aminek a tavaszi diatoma maximum letörésében és az őszi kisebb diatomacsúcs kialakulásában szerepe lehet, de mindebbe a kovaalgák relatíve rosszabb lebegőképessége is belejátszhat, ami az epilimnionban való megmaradást alapvetően meghatározza (LUND 1959). Sajnos, az autökológiai jellegű kultúrák kísérletek eredményeit fenntartásokkal kell kezelni, mert a fajoknak különböző  $T_{\text{opt}}$ -tal rendelkező populációi élhetnek a különböző vizekben. Néhány esetben azért a hőmérséklet önmagában is felelőssé tehető bizonyos változásokért (lásd [1.], 87. o.).

### V.1.2. Fény

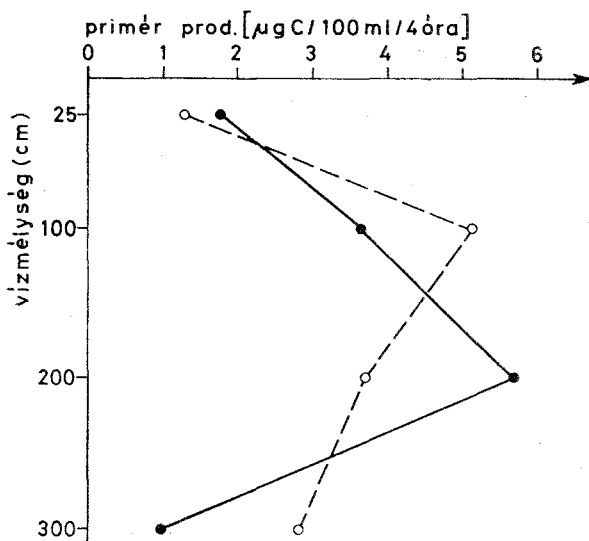
A vízalatti fényklímára szintén hatással van a mély tavak termális rétegzettségi ciklusa, amennyiben tavasszal és ősszel a felkevert állapotban a víz kevésbé átlátszó, mint télen és nyáron. Sekély tavak esetében a szél és a hullámozás időről időre fenéig felkeveri a vizet, ennek eredménye, hogy az átlátszóság szélsőségesen változó (ENTZ 1980, DOKULL 1979). A fentiekén kívül a téli jégpáncél minősége, illetve hóval borítottsága vagy fedetlensége is számításba veendő.

[6.] CHANDLER (vö. HUTCHINSON 1967) végzett alapvető vizsgálatokat az Erie-tavon a fény és/vagy a hőmérséklet tavaszi kovacsúcsot befolyásoló hatására nézve. Az Erie-tó nyugati része sekély, gyakorlatilag nincs termális rétegzettsége, így a szél állandóan felkeveri, csak jég alatt tud teljesen letisztulni. A tóban a diatomamaximum már a jégtakaró alatt elkezdi kifejlődni, de további menete attól függ, hogy miképp törik fel a jég. 1939-ben a jég egy nagy vihar során tört fel, a víz igen hirtelen átlátszótlanná vált. A kialakulni kezdő kovacsúcs rögtön letört s szeptemberig nagyon alacsony volt a fitoplankton egyedszáma. 1940-ben a jég feltörésével az átlátszóság csak egy kicsit csökkent, a kovaalgák mennyisége kisebb törés után tovább nőtt. 1941-ben vihar nem volt, a jég elolvadt, a diatomacsúcs töretlenül fejlődött tovább s csak később, nagy maximum után kezdett csökkenni. Ebben az esetben tehát a tavaszi kovamaximum alakulását az eltérő fényviszonyokkal tudták magyarázni.

Több megfigyelés szerint, a kovaalgák fényhasznosítása igen jó, amiből az is ered, hogy a zavaros, átlátszótlán vizet jobban tűri, mint más csoportok. Autökológiai vizsgálatokat a fény hatásának megismerésére is végeztek, kisebb különbségeket kimutattak. A fecskemoszat (*Ceratium hirundinella*) széles körű elterjedtségét pl. azzal is magyarázzák, hogy aktívan mozgó faj lévén, fel tudja keresni a számára legkedvezőbb fényellátottságú helyeket (HEANEY—TALLING 1981).

A szupra-, illetve szuboptimális fényviszonyoknak speciális jelentősége lehet a szezonális szukcesszió szempontjából.





6. ábra. A balatoni fitoplankton produkciójának mélységi profilja 1972. május 2-án (szaggatott vonal) és június 27-én (folytonos vonal) Tihanynál (HERODEK—TAMÁS 1973 nyomán)

[7.] A 6. ábrán két tipikus nyári, balatoni primer produkció profilt látunk. A legalsó vízrétegben a primer produkció a szuboptimális fényviszonyok miatt alacsonyabb, míg a felszíni és felszínközeli rétegekben azért alacsony a produkció, mert az ún. fényátlás jelensége lép fel, a fény mennyiség szuperoptimális (az előbbi a light-limitation, az utóbbi a light-inhibition esete). Más vizsgálatok (PADISÁK 1980a) azt mutatták, hogy a felszíni és az aljzatközeli vízrétegek fitoplanktonja különbözik a középső rétegiekétől, mindkettőben (de főleg az előbbiben) gyakoribbak a planktonikus ritka fajok, mint a nagyobb produktivitású rétegekben. Ennek egy lehetséges oka, hogy a szupra-, illetve szuboptimális fényellátottságú helyeken kisebb a primer produkció, ezért feltehetően a tápanyagokért való kompetíció is kisebb, így az adott körülmények között kevésbé versenyképes fajok fennmaradási esélyei itt nagyobbak. Így az említett rétegek WATT (1947) „pattern and process” elmélete szerint afféle iniciális mozaikoknak foghatók fel, s egy következő bolygatás (vihar) során az így, propagulum-jelleggel fennmaradt fajok esetleg elszaporodhatnak (vö. [5.] 94. o. és [16.] 109. o.).

A víz alatti fényviszonyok megítélésekor figyelembe kell venni a nagy fitoplankton-biomassza esetén fellépő önárnyékolást is.

A hőmérséklet és a fény limitáló hatásáról általában annyit lehet összefoglalóan elmondani, hogy a társulás összprodukciója hőmérséklet-limitált kizárólag télen, fénylimitált télen, ha nem átlátszó a jég, vagy ha hóréteg fed, tavasszal és ősszel a cirkulációs időszak alatt (sekély tavakban a viha-

rokkaal asszociáltan bármikor máskor is), illetve nyár végén és ősszel az önárnyékolásból eredően lehet.

A sekély tavakban a viharok során felkeveredő szervesetlen szemcsék ütogető hatása is szerepet játszhat a fitoplankton fajösszetételének alakításában, mert kizárja az erre kifejezetten érzékeny fajok jelenlétét. Az igen erős és állandó ütogető hatás lehet az oka, hogy a Fertő nyílt vízű területein nyáron egy jobbra folyóvízi zöldalga, az *Ankistrodesmus pseudobraunii* dominálja a társulást, de a többi uralkodó faj is „áramvonalas” alakú (PADISÁK 1981).

### V.1.3. Szervesetlen tápanyagok

A szervesetlen tápanyagok közül limitáló elemként elsősorban a foszfort, a nitrogént, a szilíciumot és a szabad  $\text{CO}_2$ -ot kell figyelembe vennünk. Annak ellenére, hogy nem egy közlemény számol be a szabad  $\text{CO}_2$  limitáló hatásáról (KUENTZEL 1969, KERR és mtsi. 1972), ezt nem lehet olyan, az össztermelés szempontjából fontos limitáló elemnek tekinteni, mint a többit, mert az algák jó része képes a  $\text{HCO}_3^-$  hasznosítására, s így a szabad  $\text{CO}_2$  hiánya csak az ezzel a képességgel nem rendelkező fajok számára jelent hátrányt. Ha ez nem így lenne, akkor a lúgosabb vizekben eleve  $\text{CO}_2$  limitáltságra kellene számítanunk. (A  $\text{CO}_3^{2-} \rightleftharpoons \text{HCO}_3^- \rightleftharpoons \text{CO}_2$  pufferrendszer egyensúlyi koncentrációit minden pH-ra meg lehet adni. Minél savasabb egy víz, a rendszer annál inkább a  $\text{CO}_2$  felé eltol.) A  $\text{CO}_2$  limitáltság problematikájának legújabb részletes tárgyalását PAERL (1982) munkájában találjuk.

Egyéb, másodlagos biogén, illetve nyomelemek a társulás össztermelését ritkán, és csak bizonyos körülmények között limitálják (néhány ilyen esetet GOLDMAN 1960, 1964, SHAPIRO és GLASS 1975, THURLOW és mtsi. 1975 és HUNTSMAN és SUNDA 1980 munkáiban találunk), de éppen az algafajok eltérő igénye miatt szelektív limitáló hatásukkal számolni kell (pl. a vas hozzáférhető mennyisége alapvetően meghatározhatja az olyan fajok jelenlétét vagy hiányát, melyek sejtfalában vasberakódás van).

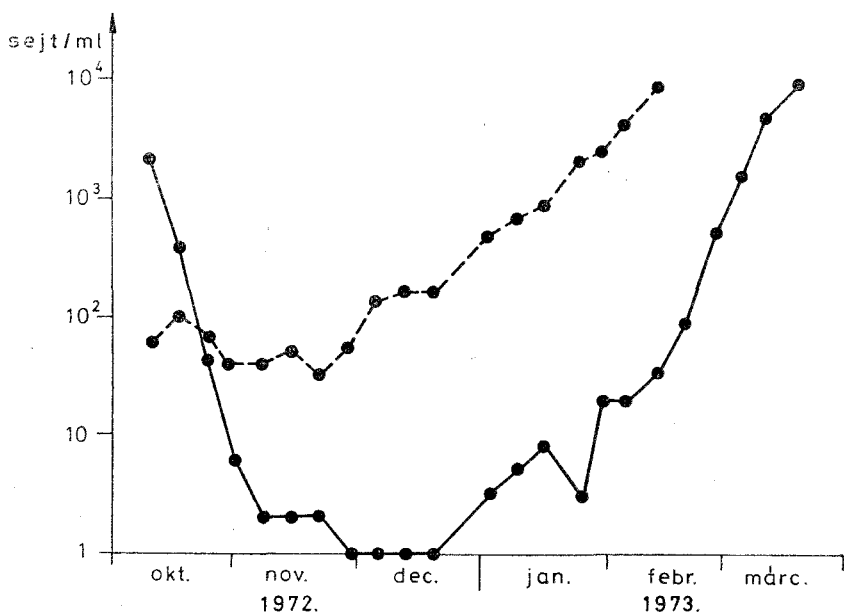
A víz *összsótartalma* szintén kizárhatja vagy valószínűsíthetővé teszi egyes fajok előfordulását. Így pl. a Fertőben és a Fertő körüli kisebb tavakban, a Duna—Tisza közén és a Tiszántúlon található szikes tavakban számos ritka halofil és natrofil kovaalga faj él (HUSTEDT 1959a, 1959b, 1959c, UHERKOVICH 1965, 1970a és b).

A hozzáférhető *szilícium* mennyisége a vízben tavasszal a legnagyobb, amikor N és P is van elegendő, s mindez együtt a fénylimitáltság jellegétől függően (vö. [6.] és [15.]) a kovaalgák felfutásához vezet. Az így kialakuló

kovacsúcson belül a diatomafajok egymásutánját a kovássav éppen aktuális koncentrációja nagymértékben befolyásolhatja (KILHAM 1971). (A változások megfelelő számszerűsítés esetén kapcsolatba hozhatóak azokkal a sztochasztikus fejlődésmodellekkel, amiket az előző tanulmány tárgyal.) Amikor a szilícium mennyisége csökken, a kovaalgák lassan eltűnnek (pl. a szűrőrákok kifalják őket, lásd [15.]), s mivel a P és a N remineralizációja gyorsabb, olyan fajok szaporodnak el, amelyek nem Si-igényesek.

[8.] A limitációs kutatások egyik legjobb, s új módszere az ún. „lake in lake”, „cilinder” vagy „limnokorall” kísérlet. Lényege, hogy a tóba egy vagy több, lehetőleg minél nagyobb, átlátszó plasztikzsákot tesznek (az aljzattól vagy elzárják, vagy nem), melybe különböző koncentrációkban illetve kombinációkban tápelemeket adagolnak, majd vizsgálják a kezelés társulásra gyakorolt hatását. Ilyen módszerrel dolgozott LUND (1978) egy angliai tóban, amikor az ősszel kitett limnokorall vizét folyamatosan szilíciummal dúsította és vizsgálta ennek a kovacsúcs megjelenésére gyakorolt hatását. Eredményképp (7. ábra) folyamatosan növekvő kovaalga számot kapott ellentétben azzal, ami a tóban történt. A kovaalgák szilíciumlimitáltságának egyik legújabb összefoglalását BAUMERT (1979) munkájában találjuk.

A foszfor és a nitrogén közül a foszfor az általánosabb limitáló elem, mert N-limitáltság fellepte esetén általában elszaporodnak a  $N_2$ -fixáló kékalgák, s tevékenységük nyomán N kerül a rendszerbe.



7. ábra. A kovaalgák mennyiségének alakulása a tóban (folytonos vonal) és a szilíciummal dúsított limnokorallban (szaggatott vonal) (LUND 1978 nyomán)

[9.] BARICA és mtsai (1980) szellemes kísérlettel bizonyították a N hiányának elsődlegességét a  $N_2$ -fixáló kékalgák elszaporodásában. Egy és negyvenöt méter átmérőjű limnokorallokat helyeztek el egy amerikai sekély, hipertróf tóban, melyben nyaranta rendszeres az *Aphanizomenon flos-aquae* ( $N_2$ -fixáló kékalga) okozta vízvirágzás és az ezt követő halpusztulás. A limnokorallok egy részének vizét  $NH_3$ -val és  $NO_3^-$ -tal dúsították, míg a többi kontrollul szolgált, nem tettek bele semmit. A nyílt vízi *Aphanizomenon* virágzással egyidőben tapasztaltak ugyancsak *Aphanizomenon*os vízvirágzást abban a limnokorallban, melynek átmérője 45 m volt és nem dúsították nitrogénnel. Az 1 m átmérőjű limnokorallokban a nyíltvízi után 1 hónappal kezdődött kisebb-nagyobb *Aphanizomenon*os vízvirágzás. Legérdekesebb eredményük, hogy abban a limnokorallban, melyet nitrogénnel dúsítottak és átmérője 45 m volt, a nyíltvízi *Aphanizomenon*nal egyidőben a *Microcystis flos-aquae* (aerob körülmények között nem  $N_2$  fixáló kékalga) okozott vízvirágzást.

$N_2$ -limitáltság fellépte okozta fajváltásra (*Oscillatoria agardhii* → *Anabaena flos-aquae*, az előbbi nem  $N_2$ -fixáló, míg az utóbbi  $N_2$ -fixáló kékalga) dolgoztak ki kompetíciós modellt TILMAN és mtsi. (1982), s említik, hogy hasonló szukcessziós szekvenciát tapasztalt HOLTAN (1979) egy norvég tóban.

A foszfor és a nitrogén limitáltságra vonatkozó tudásunkat — mivel mennyiségük alapvetően fontos a társulás összprodukciója szempontjából — elsősorban az eutrofizációs kutatások gyarapítják. A N és P limitációnak, illetve a N/P arányok jelentőségének már szinte kötetnyi irodalma van. Durván igaz az, hogy ha  $N/P < 7$ , akkor N, ha  $> 25$ , akkor P limitáltsággal kell számolnunk. A részletezést hely hiányában mellőzve csak SCHINDLER (1977, 1980), TILMAN (1977, 1981), AHLGREEN (1980), RHEE (1980, 1982), RHEE és GOTHAM (1981a és b), BONIN és mtsi. (1981b), ISTVÁNOVICS (1982), MAESTRINI és BONIN (1981a), valamint TILMAN és mtsi. (1982) munkáira utalok.

#### V.1.4. Allelopatikus hatások

*Autoantibiózisiról* (a faj önmaga ellen termel toxint) számol be PRATT és FONG (1940). Azt tapasztalták, hogy amikor *Chlorella* tisztatenyészetben egy chlorellin nevű, zsírsav természetű anyag megjelenik, akkor a populációnövekedés megáll.

Ennél elterjedtebb és jelentősebb lehet a *heteroantibiózis*, mikor is az egyik faj által termelt toxin egy vagy több más faj szaporodását befolyásolja.

[10.] LEFEVRE és mtsai (1952, lásd még: HUTCHINSON 1967) egy kis tóból, melyben a *Ceratium hirundinella* igen nagy populációja élt, vizet szűrtek és azt laboratóriumban fenntartott algatenyészetekhez adták. A szüredék:

a. teljesen kiirtotta a *Pediastrum boryanum* és a *Cosmarium lundellii* törzseket;

- b. gátolta a *Cosmarium obtusatum*, a *Nitzschia palea* és a *Phormidium uncinatum*;
- c. gyengén gátolta a *Scenedesmus quadricauda* és a *Chlorella pyrenoidosa* és
- d. serkentette a *Pediastrum simplex* szaporodását.

Auto- és heteroantibiotikus anyagok főleg a holt algasejtekből kerülnek ki, ezért hatásukkal olyan kisméretű, de nagy produktivitású vizekben (tározókban, halastavakban, szennyvíz-utótisztítókbán és időszakosan másutt is) kell számolnunk, ahol valamely faj tömegszaporulatát annak tömeges pusztulása követi. Ebben az esetben van arra lehetőség, hogy egyféle anyag kellőképpen hatékony koncentrációban kerüljön a vízbe.

Az allelopatikus interakcióknak másféle, plankton és perifiton, illetve plankton és makrofiták (és ezek dekompozíciós termékei) közti eseteit is megfigyelték.

[11.] JORGENSEN (vö. HUTCHINSON 1967) terepmegfigyelést közöl arra nézve, hogy a *Stephanodiscus hantzschii* (planktonikus kovaalga) nem Si-kompetíció révén hátráltatta a perifitikus kovaalgák szaporodását. A makrofiták dekompozíciós termékei nemcsak kémiai természetüknél fogva hathatnak, hanem pl. a huminsavak a vizet barnás-feketére színezik, ezzel a fény mennyiségét és spektrális eloszlását befolyásolják, a víz pH-ját csökkenthetik, s ezeknek szintén hatása lehet a planktonikus algatársulásra.

Az allelopatikus hatásokról ma még igen keveset tudunk, amit WOLFE és RICE (1979), valamint MAESTRINI és BONIN (1981b) újabb keletű cikkei is illusztrálnak.

A [10.]-ben leírthoz hasonló szelektív szaporodást gátló vagy serkentő hatást fejthetnek ki a vízgyűjtőről bemosódó növényvédőszer-maradványok is, de ezen a területen még az előbbinél is hiányosabb a tudásunk.

#### V.1.5. Vitaminok, szerves anyagok

Az algafajok jó része nem képes testét kizárólag fényenergia és szervetlen tápanyagok felhasználásával felépíteni, hanem csak külső szerves anyagok, vitaminok felvétele által. Ezeket részletesen tárgyalják PROVASOLI és CARLUCCI (1974), BONIN és MAESTRINI (1981), valamint BONIN és mtsi. (1981a) munkái, de a kérdés ökológiai jelentősége igen kevésbé tisztázott.

#### V.1.6. Parazitizmus

A parazitizmus jelensége időszakosan nagy fontosságú lehet főképp egy-egy hosszabb ideje domináns faj populációjának gyérítésében.

[12.] Egy angliai tóból írták le (CANTER és LUND, lásd HUTCHINSON 1967), hogy az *Asterionella formosa* kovaalga nagy tavaszi populációja gombafertőzés (*Rhizophidium planctonicum*) nyomán tört le, s azonnali növekedésnek indult a *Fragilaria crotonensis* és a *Tabellaria fenestrata* var. *asterionelloides* populáció, melyek közül az előbbi szintén parazita fertőzés áldozata lett. A parazitával való fertőzöttség itt a tavaszi kovacsúcson belüli fajváltásokat meghatározta. A témakörben született újabb eredményekről BAYLEY-WATTS és LUND (1973) munkája tájékoztat.

### V.1.7. Predáció

A predáció hatását a fitoplankton-társulások szerkezetére az utóbbi időkben kezdték igen szellemes kísérletekkel vizsgálni. A predátor az esetek többségében valamely *Cladocera* vagy *Copepoda* rákfaj. Ezek szűrőkészülékükön keresztül veszik fel az algasejteket, így tehát a szűrőserték távolsága meghatározza azt, hogy az adott faj (és külön annak fejlődési állapotai) maximálisan mekkora algát képes elfogyasztani. Az egyes rákfajokra megadható az ún. „upper size limit”, melynél legkisebb dimenzióját tekintve nagyobb algafaj nem felvehető. (Ez azt jelenti, hogy pl. 30  $\mu\text{m}$ -es „upper size limit” esetén egy 300  $\mu\text{m}$  hosszú, de csak 5  $\mu\text{m}$  széles algafonal felvehetőnek minősül, míg a 35  $\mu\text{m}$  átmérőjű coccoid algasejt nem.) A *Cladocera* és *Copepoda* rákfajok között lényeges különbség, hogy az előbbieket időszakonként parthenogenezissel is tudnak szaporodni, míg az utóbbiak nem, valamint, hogy a Cladocerák automatikus szűrők, míg a Copepoda fajok képesek szelektálni. Ebből ered, hogy a tavaszi kovacsúcson, mint táplálék-bázison főleg *Cladocera* predátorok szaporodnak, mert ezek parthenogenetikus úton igen gyorsan nagy populációméretet érhetnek el, majd a táplálék-bázis csökkenésével fokozatosan a *Copepoda* fajok kerülnek fölénybe (PORTER 1977). Így a *Cladocerákat* *r*-, míg a *Copepodákat* inkább *K*-stratégista predátoroknak tekinthetjük. Az imént vázolt kép túl egyszerű és általános ahhoz, hogy minden egyedi esetre igaz lehessen (pl. az algákon kívüli egyéb partikulumok mérete és száma igen fontos — G.-TÓTH 1982 —, vagy hogy a ragadozó fajok bizonyos körülmények között herbivorák — G.-TÓTH és ZÁNKAI 1985 —, arról nem is beszélve, hogy a fentemlített rákcsoporthoz kívül egyéb predátorok — *Rotatoria*, *Ciliata* — is lényegesen lehetnek), ezért a predáció jelentőségének megértéséhez néhány részletesebben tárgyalt esettanulmány közelebb vezethet.

[13.] McCauley és Briand (1979) felvetette, hogy Hutchinson plankton paradoxonjának egyféle megoldása rejlik a predátorok jelenlétében, mert az állandó predáció olyan algafajok koegzisztenciáját is lehetővé teszi, melyek annak hiányában kizárnák egymást. Feltevésük szerint a predátorok eltávolításának hatására a fitoplankton fajszerkezetének csökkennie kell. 20 m hosszú és 1 m átmérőjű limnokokorallokat helyeztek

a tóba. Egy részükből 135  $\mu\text{m}$  lyukbőségű hálóval rendszeresen eltávolították a zooplankton adult egyedeit. Ennek hatására a kisméretű algák fajsza ma nem változott, a nagyoké erősen csökkent. Ezt azzal magyarázták, hogy tápanyaglimitált vízben a nagyt estű algák rosszabb kompetitorok. Másik megfigyelésük, hogy a rendszeresen hálózott limnokorallokban elszaporodott egy kovaalga faj (*Synedra*), ugyanakkor a kontroll limnokorallokban és a szabad vízben a kékalgák domináltak. Tekintve, hogy az adott fajt nagy mérete miatt a szűrés közvetlenül nem befolyásolta, azzal magyarázzák elszaporodását, hogy a limnokorallban a P/Si arány kedvezően változott, valamint, hogy a másutt uralkodó kékalgák termelhettek valamilyen allelopatikus anyagot, mely ott nem tette lehetővé a *Synedra* elszaporodását.

[14.] LYNCH és SHAPIRO (1981) egy amerikai tóban a fitoplankton három szukcessziós fázisát tapasztalta április és október között. Tekintve, hogy az elsődleges tápelemnek mennyisége végig magas volt, kizárták a tápanyag-limitáltság lehetőségét a hármas szukcessziós mintázat kialakításában. Ugyanakkor azt is megfigyelték, hogy a zooplankton alakulása is hármas tagoltságot mutat. A predátorok mennyiségét úgy befolyásolták, hogy *Chaoborus americanus* telepítettek a tóba, mely a *Rotatoriák* és a kisméretű *Daphnia pulex* egyedek kivételével minden szűrőrákot elfogyasztott. A betelepítés után azt tapasztalták, hogy a fitoplankton mennyisége ötszörö sésre emelkedett, amin belül a nagyobb testű fajok mennyiségi aránya nőtt jobban. Két, előzőleg mennyiségileg jelentős faj, az *Aphanizomenon flos-aquae* és a *Chroococcus dispersus* viszont eltűnt a betelepítés után. Az *Aphanizomenon flos-aquae* azért tudott nagy populációméretet elérni a szűrőrákok jelenlétében, mert fonalaiból — ebben a tóban — kötegeket képez, így partikulummérete a szűrőrákok „upper size limit”-jét meghaladta. A *Chroococcus dispersus* szűrhető méretű ugyan, de vastag nyálkaburka van, így feltételezik, hogy a szűrőrákok tápcsatornáján való áthaladás során (mely egyébként igen gyors) csak a nyálkaburok emésztődik le a sejtekről (vagy az sem egészen) egyébként a sejtek élve kerülnek ki a bélből. Így ennek a két algafajnak kizárólag a predátorok jelenlétében van szelekciós előnye.

## V. 2. KÉT RÉSZLETESEBB ESETTANULMÁNY

Általánosan elfogadott, hogy egy-egy társulás korai szukcessziós fázisaira az r-stratégista, míg a későiekre a K-stratégista fajok túlsúlya a jellemző. Az algák r-, ill. K-stratégista jellegéről igen keveset tudunk. Egy-egy fajt jobb híján K-stratégistának tekinthetünk, ha kicsi a szaporodási rátája, ha nagyméretű, ha kolóniákat, telepeket, kötegeket képez, ha nyálkaburkot vagy felületnagynyobbító képleteket növeszt, ha allelopatikus anyagot termel, ha ostoros, vagy az itt felsorolt tulajdonságok olyan kombinációival rendelkezik, mely egy adott szituációban számára az ezzel nem rendelkezőkkel szemben szelekciós előnyt jelent. Mindemellett a fenti tulajdonságok valamelyikének megléte nem feltétlenül jelent K-stratégista jelleget. Ebből az következik, hogy az algológiai szakirodalomban az „r-stratégista”, ill. „K-stratégista” kifejezéseket mindig relatív értelemben használjuk, nem az eredeti genetikai definícióknak megfelelően. Az r-stratégistává minősí-

tés ugyanis nem jelenti azt, hogy az adott faj evolúciós stratégiaként malthusi paraméterének minél „feljebb tornászását” választaná.

A víz, mint meglehetősen változékony milió általában a gyorsabb szaporodású algáknak kedvez, de mint a [14]-ben láttuk, bizonyos helyzetekben a K-stratégista jellegű fajoknak tetemes előnyük lehet.

MARGALEF (1958) a fitoplankton szezonális szukcessziójában három fázist állított fel. Az elsőben a nagy, a másodikban a közepes, a harmadikban a kis növekedési rátájú fajok dominálnak (lásd részletesebben VÖRÖS—KISS tanulmányát).

[15.] Ezt az elképzelést tesztelte SOMMER (1980). A vizsgálandó tónak három pre-determinált kritériumot kellett teljesítenie: 1. jelentős tápanyag-utánpótlás a tavaszi és az őszi cirkuláció közt ne legyen, vagyis legyen a tónak stabil termális rétegzettsége; 2. a fitoplankton kimosódás útján ne távozhasson; 3. nagy legyen a víz retenciós ideje. Ezeknek a kritériumoknak megfelel a Bodeni-tó, mely egy 582 km<sup>2</sup>-es mély tó az Alpokban. A fitoplankton felfutása a termális rétegzettség kialakulása után kezdődik, előtte az epilimnionban osztódott algákat a cirkuláció visszasodorja a fényhiányos hipolimnionba, ezért intenzív szaporodás ebben a tóban csak a cirkuláció megszűnte után kezdődhet, mikor is az epilimnion benépesületlen s tápanyaggazdag, ami az r-stratégia klasszikus háttere. A tavaszi kovaalgacsúcsot a szűrőrákok predációja töri le, nyáron a primer produkció tápanyaglimitált. Őszre ismét kisebb növekedés tapasztalható a fitoplankton mennyiségében, melynek az őszi cirkuláció vet véget. Télen igen gyér a népesültség, melynek hő- és fénylimitáltság az oka. 1979–80-ban egyhetes mintavételekkel vizsgálták a fitoplankton szezonális szukcesszióját. 8 fázist különítették el mennyiségi és florisztikai alapon, majd 28 faj esetében — ennyiben volt statisztikailag lehetséges — számították a nettó növekedési rátát:

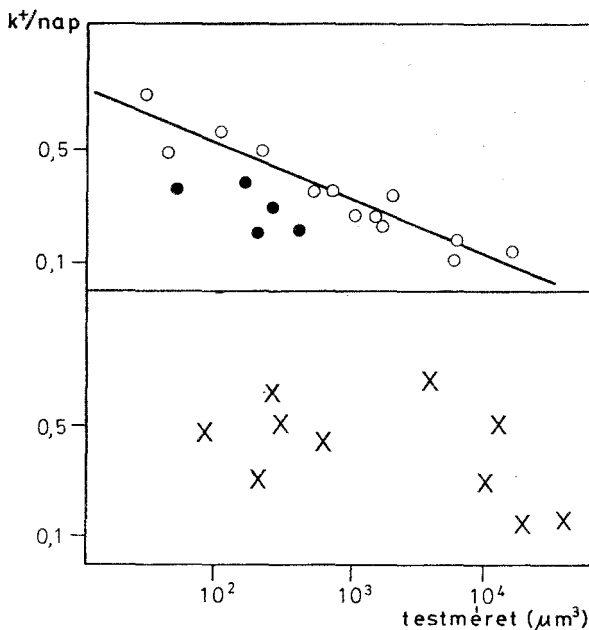
$$k = \frac{dN}{N dt} = \frac{\ln N_i - \ln N_{i-1}}{t_i - t_{i-1}} \quad [-1 < k < 1],$$

ahol  $N_i$  a  $t_i$  időpontban és  $N_{i-1}$  a  $t_{i-1}$  időpontban (egy héttel korábban) tapasztalt egyedszám.

Megállapították a következőket:

1. A társulás egészére összegzett  $k^+$  (ha szaporodást számítunk, akkor  $k$  értéke pozitív szám, melyet  $k^+$ -val, ha pusztulást, akkor negatív, amit  $k^-$ -val jelölnek) a tavaszi tömegszaporulat kifejlődése alatt a legnagyobb,  $k^-$  pedig három hét múlva, ennek a *Daphniák* legelése miatti letöréskor.
2. A fajonkénti legnagyobb  $k^+$  ( $k_{\max}^+$ ) és abszolút értékben legnagyobb  $k^-$  ( $|k_{\max}^-|$ ), általában szoros korrelációt mutat egymással ( $r_{k^+k^-} = +0,77$ ) ami azt jelenti hogy amelyik faj gyorsan szaporodik, az gyorsan is pusztul. Ez alól formálisan kivétel pl. a *Ceratium hirundinella*, melynek  $k^+$  értéke kicsi,  $k^-$  értéke viszont nagy. Ez abból adódik, hogy ősszel az egyedek cisztázódnak és a ciszták nagyon gyorsan süllyednek a hipolimnionba.
3. A fajonkénti  $k_{\max}^+$ /nap a testmérettel általában korrelál (8. ábra). Ez alól kivételt képeznek a fonalas fajok, valamint az ostorosok. Az utóbbiaknál az a képesség, hogy a számukra kedvező fény- és tápanyag-ellátottságú helyeket viszonylag gyorsan, aktívan fel tudják keresni (ill. a kedvezőtleneket el tudják kerülni) lehetővé teszi azt, hogy a jelzett változó széles intervallumukban méretfüggetlen legyen,





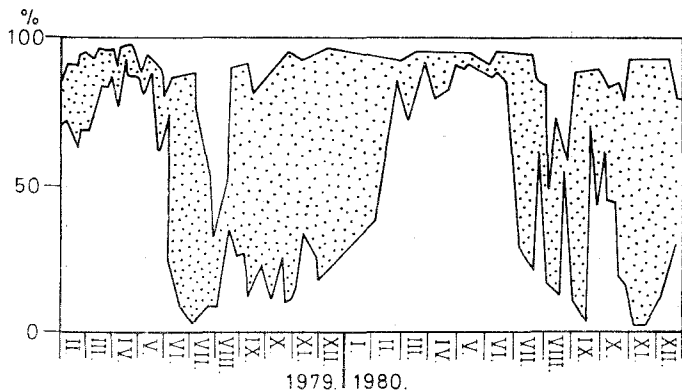
8. ábra. A testméret és a legnagyobb számított szaporodási ráta közti összefüggés; ×: ostoros fajok; ○: fonalas fajok; ●: egyéb típusú fajok (SOMMER 1981 nyomán)

Ezek alapján a fajokat  $k_{\max}^+$  értékük alapján SOMMER három csoportba osztotta:

1.  $k_{\max}^+ > 0,4$  (*Cryptophyceae*, *Chlorococcales*, *Centrales* fajok, *Pandorina*);
2.  $0,4 > k_{\max}^+ > 0,2$  (*Pennales* fajok, *Melosira*, *Dinobryon*);
3.  $k_{\max}^+ < 0,2$  (*Dinoflagellata*, *Desmidiaceae* fajok),

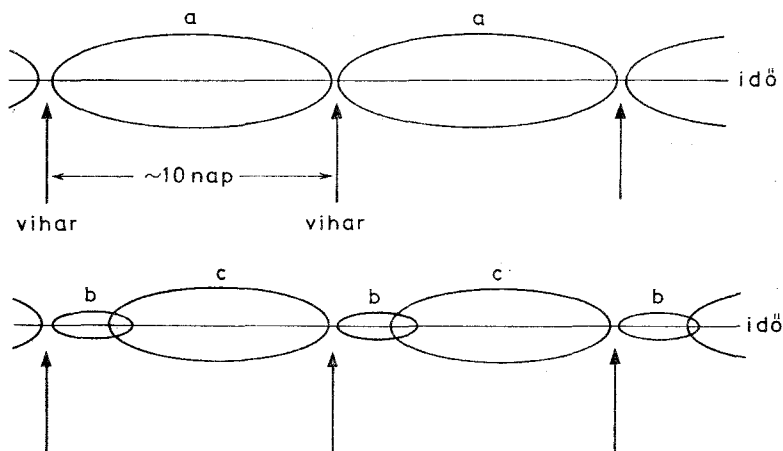
majd az így felállított csoportokba tartozó fajok egymáshoz viszonyított arányát vizsgálta szezonálisan (9. ábra). Az első csoport tagjai általában 30  $\mu\text{m}$ -nál kisebbek, mely a *Daphnia* „upper size limit”-je, tavasszal ezek fejlődnek fel gyorsan. A második csoportot olyan fajok alkotják, melyek még lehet, hogy szűrhetők, a harmadik csoportban viszont már nem valószínű a szűrés, mert a fajok nagytetűek, nyúlványosak vagy kolóniákat képeznek. (A kolóniaképzés igen hatékony stratégia, mert a maximális osztódási sebesség az egyedi, kolóniát alkotó sejtek méretétől, a szűrés viszont a partikulum, azaz a kolónia méretétől függ. Ezért lehetséges, hogy a *Pandorina* — *Chlorophyta*, *Volvocales* —, mely kolóniás, ostoros és igen nagy testű planktonalga, az első, legnagyobb növekedési rátájú csoportban szerepeljen.)

Az év folyamán folyamatos eltolódás van az *r*-stratégista fajok túlsúlyáról a *K*-stratégistáké felé. A társulás fokozatos „érettebbé” válására más bizonyítékokat is találtak (pl. a tápanyagok egyre nagyobb hányada kötött biomaszában, stb.). Ősszel ismét a második, illetve az első csoportba tartozó algák aránya nő, amit SOMMER a fent leírt szukcezzió fordítottjaként interpretál. Így a társulás tavasszal jellemző fizikai abiotikus kontroll után fokozatosan biológiai kontroll alá kerül, majd ősszel ismét a fizikai kontroll (stresszeltség) jelentősége a nagyobb.



9. ábra. A különböző szaporodási rátával jellemzett csoportok szezonális relatív gyakorisága 1979–80-ban a Bodeni-tóban; 1. csoport: alsó fehér; 2. csoport: középső pöttyözött; 3. csoport: felső fehér; a további magyarázatot lásd a szövegben (SOMMER 1981 nyomán)

Ezek után felmerül a kérdés, hogy miképp értelmezhető a szezonális szukcesszió menete olyan sekély tavakban, mint pl. a Balaton, ahol az előbbi példában felállított három kritérium közül a legfontosabb nem teljesül, ti. nincs termális rétegzettsége — a ritkán kialakuló hőmérsékleti mikro-sztratifikációt (ENTZ 1980) ebből a szempontból elhanyagolhatjuk —, és a viharok folyvást felkeverik az alzatot, ezért az év folyamán állandó kis-mértékű tápanyag-utánpótlással kell számolni.



10. ábra. A mikroalgák (b), a makroalgák (c) és egyesített adataik (a) clustermagjainak helyzete a viharokhoz képest (sematizálva és egyszerűsítve)

[16.] A Balatonon több éven át nyáron egy hónapig mindennapos mintavételekkel vizsgálták (G.-TÓTH—PADISÁK 1978, PADISÁK 1980b, RAJCSY—PADISÁK 1983), hogy vajon a sekély tóban is lehet-e olyan szukcessziós fázisokat megállapítani, mint azt az előző vizsgálatban láttuk, s ha igen, a változások mivel korrelálnak. A diverzitás- és clusteranalízisek nyomán kiderült, hogy a mikro- és makroalgák (vö. [3]) egyesített adatainak clusternagjai rendre a viharok közötti időszakokat fogják közre (10. ábra). A mikroalgák külön clusterén közvetlenül a vihar után alakulnak erős cluster-magok, de ezek még a következő vihar előtt szétesnek. A makroalgák clusterein a vihar kitörése után 3—4 nappal kezdődnek az erősebb csoportok s tartanak a következő viharig. Ezek alapján, valamint, mert az összegyedszám a vihar után (nemcsak a fenéken esetlegesen élő algagyep felkeveredése miatt) nő, a SHANNON-diverzitás csökken, s a viharok közötti csendes időszakokban mind a fajszám, mind a diverzitás nő, levonható az a következtetés, hogy a viharok okozta fényklíma- és tápanyagkoncentráció-változások hatására az *r*-stratégista mikroalgák kerülnek előtérbe, s csak később jutnak szerephez az inkább *K*-stratégistának mondható egyéb fajok, s a következő viharral kezdődik minden előlről. (A viharok társulásra gyakorolt hatása nem mindig egyforma. Vannak viharok, melyek kisebb zavaró hatást jelentenek csak, s utánuk az eredeti társulásszerkezet hamar visszaáll, mások viszont a társulásszerkezet gyökeres megváltoztatását jelentik. Egy-egy vihar hatása nemcsak a szél m/s-ban lemérhető sebességétől, hanem a társulás vihar előtti „összszervezettségétől” is függ, sőt ettől függ elsősorban. Ennek egy esetleges katasztrófaelméleti leírás esetén is jelentősége lehet, mert a kis viharokat szimpla szingularitásoknak, míg a nagy hatásúakat degenerált szingularitási pontoknak vehetjük — vö. TÓTHMÉRÉSZ B. tanulmányát.).

Sekély tavak, mint pl. a Balaton esetében a vonatkozó vizsgálatok meg lehetőségen vázlatos bemutatása után láthatjuk, hogy ugyanúgy megállapíthatóak szukcessziós fázisok (lásd még: VÖRÖS—KISS cikke), mint a mély tavaknál, s ezeken belül a viharokkal korreláltan számos alfázis is lehetséges. Ebből az is következik, hogy esetükben a fizikai kontrollmechanizmusok hatásának aránya nagyobb lehet, mint a mély tavakéiban. Tapasztalati tény, hogy az eutrofizálódás legnyilvánvalóbb kísérőjelenségei a viharmentes, csendes időszakok végére szoktak kifejlődni. FELFÖLDY (1981b) találó megfogalmazásában: „... a hűvös-esős nyarú esztendőkből nem olyan látványos a víz küllemének és a tó élővilágának silányulása, mint a meleg, kánikulai időszakokban...”. A fentiek alapján a „krízis-tüneteket” (melyek csakis az egész rendszer figyelembevételével tárgyalhatók kielégítő módon vö. DÉVARI és mtsi. 1983a) a biológiai kontrollmechanizmusok elégtelenségének foghatjuk fel. Ebből viszont az a gyakorlati következtetés adódik, hogy, ha jobban ismernénk a főleg csendes időszakok alatt jelentősen ható biológiai kontrollmechanizmusok természetét, akkor ezeket az évszázados meteorológiai adatbázissal összevetve a Balaton, mint üdülőtő várható „legrosszabb” állapotának prediktabilitását növelhetnénk.

A ciklikus szukcesszió és a fluktuáció elhatárolása sok esetben rendkívül problematikus (vö. FEKETE 31. o.).

A ciklikus szukcesszióra nézve igen szemléletes vázlatnak (vö. FEKETE 48. o., 6. ábra) néhány trópusi tó vegetációdinamikája megfelelőknek tűnik.

[17.] MELACK (1979) a trópusi tavaknak három fő típusát határolja el. A nyári esők övében található tavaknál az esős, illetve a száraz évszaknak megfelelő szezonális ingadozás mutatkozik. Azokban a tavakban, melyek a trópusi esőerdők magasságában vannak, és papirusznád nő a part mentén egy-egy planktonikus algatársulás nagyon hosszú ideig állandó marad. Az ugyanitt található, de papirusznáddal körül nem vett tavakban két-három évig egy-egy algafaj található szinte tisztatényszerűen, azután egy másik válik ugyanilyen dominánssá, ismét két-három év múlva egy harmadik, vagy ismét az első lesz megint domináns.

E legutóbbi típus írható le a jelzett sémával, s arra is érdemes felfigyelnünk, hogy a „nyílakra” írható átmeneti valószínűségek itt — nem úgy, mint a szezonális szukcesszió esetén vö. 96. o. — nem végtelenül kicsinyek.

A fluktuáció a fitoplankton-társulások természetéből adódóan olyan jelenség, mellyel igen gyakran találkozunk. A Balaton Keszthelyi-öblében a tapasztalatok szerint nyáron mindig tömegessé válik valamilyen  $N_2$ -kötő kékalga faj. Nem jósolható, hogy ez az *Aphanizomenon flos-aquae*, az *Anabaena spiroides* vagy esetleg egy *Anabaenopsis* faj lesz-e, esetleg ezek valamilyen keveréke. Itt tehát az, hogy konkrétan melyik faj szaporodik el, úgy tűnik, fluktuatív értékű, s a hosszabb távú szukcesszióra nincs lényegesebb hatással. A fluktuáció a természetes eutrofizálódás (feltöltődési szukcesszió) végső szakaszaiban növekvő szerephez juthat (PADISÁK 1983).

[18.] A Fertő parti régióinak elnadásodását korábban láttuk (vö. [2.], 1. ábra 89. o.). A folyamat térbelileg nem volt folyamatos, a nádasban ma is találunk nem egy kisebb-nagyobb nyíltvízű tavacskát. Hét ilyen tó fitoplanktonját vizsgálva meg lehetett állapítani, hogy:

1. a különböző (egyébként egymáshoz közeli, de nádassal elválasztott) tavak fitoplanktonjának szezonális mintázatai erősen eltérnek, azokban vajmi kevés rendszerességet lehet találni;
2. minden tó szinte minden hónapban más, r-stratégista algafaj által dominált és
3. rendszertelenül, hol az egyikben, hol a másokban nagy egyedszámmaximumok és -minimumok jelentkeznek.

A Fertő hossz tengelye ÉD irányú, mely az uralkodó szélirányokkal többé-kevésbé egybeesik. Északi szél esetén a nyíltvízű osztrák tóterületekről nagy vízmennyiség nyomódik át a magyarországi nádasokba. A nádasok intersticiális vize ezzel még délebbre húzódik. Déli szél esetén vagy az északi megszüntekor a folyamat megfordul. Az említett kis tavak e vízmozgások útjában állnak, tehát vizük állandóan cserélő-

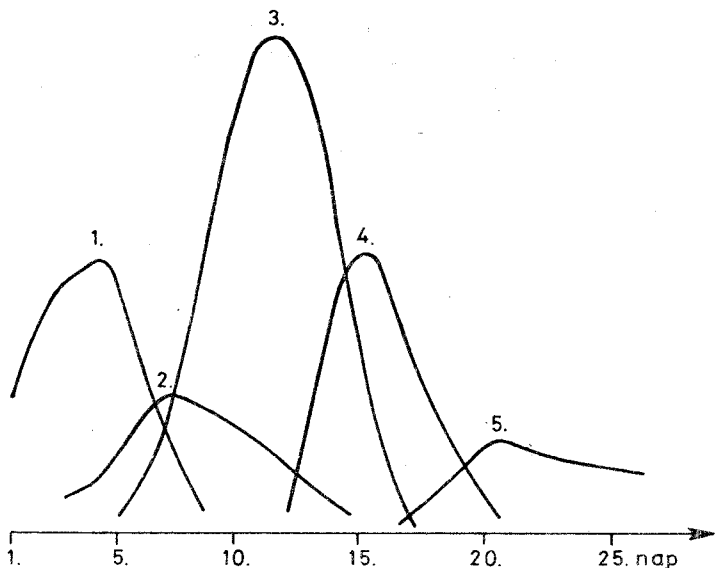
dik. A bennük élő algaközösségek időről időre a nádasba kerülnek, kimosódnak, miközben a tó medre megtelik az ellenoldali nádas tápanyaggazdagabb intersticiális vizével. Így egész évben az r-stratégista fajok környezeti háttére van biztosítva, ami egyúttal érthetővé teszi azokat a rendszertelenségeket, melyeket a fitoplankton mintázatai mutatnak.

## VII. A SZEKUNDER SZUKCESSZIÓ

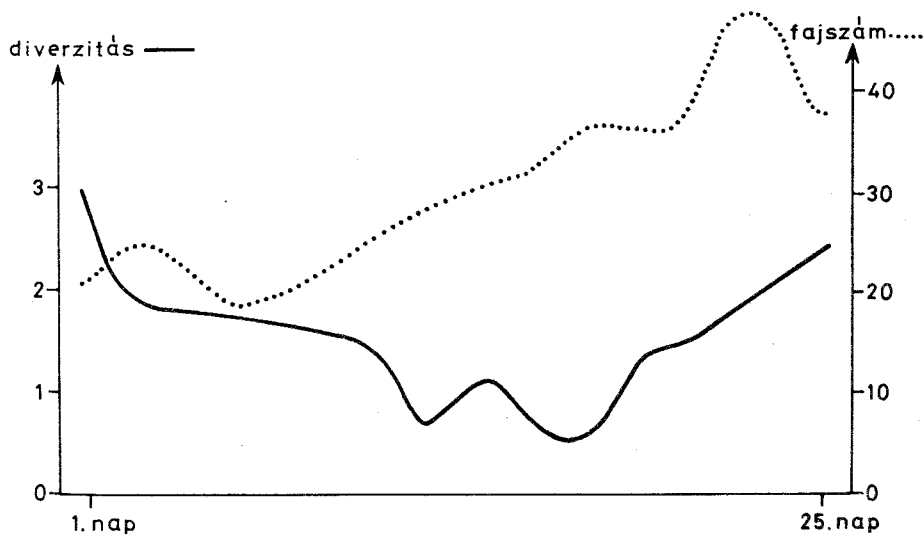
Az alga-társulások szekunder szukcessziója nem jelentőségének megfelelő mértékben hangsúlyozott. Gondoljunk itt arra, hogy napjainkban milyen gyakran fordul elő, hogy az élővizeket erős, pontszerű szennyezés éri (befolyóból, hígtrágyás üzemelésű állattartó telepekből, élelmiszer-feldolgozó üzemek szennyvizeiből, szennyvíztisztítókból stb.) vagy arra, hogy az állatvilág a szintén pontszerűen ható mérgezések (peszticid, cián, fenol stb.) miatt milyen gyakran pusztul ki. Mindkettő tápanyagterhelésnek fogható fel (a különbség mindössze annyi, hogy a második esetben a rendszer saját anyagait remobilizálja) s mint ilyen, egy mégoly perzisztens fitoplankton-társulásban is szekunder szukcessziós változások sorozatát indítja el. A fent leírt jelenségek miatt a szekunder szukcesszió esetével a folyóvízi fitoplankton esetében hatványozottan kell számolnunk (részben ez teszi a folyóvízi planktonkutatást az állóvízinél sokkal körülményesebbé), példaképp azonban lássunk egy állóvízi, experimentálisan beállított esetet (BONDÁR és mtsi. 1981).

[19.] Két szabadföldi, kb.  $\frac{1}{4}$  hektáros kísérleti medence egyikében a zooplankton (a *Rotatoriák* kivételével) 2 nap alatt bomló peszticiddel kiirtották, így külső tápanyag bevitele nélkül biztosították a tápanyagterhelést, és a szekunder szukcesszió beindulását. A mérgezést megelőző, illetve a kontrollmedencéével azonos sűrűségű zooplankton-állomány szűk egy hónap alatt alakult ki ismét. A mérgezést követően először a baktériumok szaporodtak el nagymértékben, majd nőtt a vízben az oldott, felvehető szerves tápelemek koncentrációja. Ezt követően az algák biomasszája emelkedett két nagyságrenddel. E biomassza csúcsán belül — 11. ábra — öt alfaj viharos populációméret-növekedése és csökkenése váltotta egymást, majd a fitoplankton biomassza az eredeti szintre állt vissza. Az algák fajszáma és SHANNON-diverzitása (12. ábra) közvetlenül a mérgezés után a predáció megszűnésével szinte egyidejűen rohamosan csökkent, majd a zooplankton mennyiségének növekedése arányában a hónap végére fokozatosan érte el, s túl is haladta az eredeti szintet. A predátorok hiányában a nagytestű alfajok szaporodtak jobban.

A fenti, igen vázlatosan bemutatott szekunder szukcesszió folyamán, valóban érvényesülnek azok a jelenségek, amelyek a szárazföldi pionír gyomtársulásokban (pl. *Segetalia*) is megfigyelhetők: rövid az élettartam, az „aszpektus” váltások viharosak, nagy a demográfiai hullámváltozás, nagy a



11. ábra. A kísérleti medence öt domináns algafajának (arab számokkal számozva) biomasszája a 25 napos vizsgálati időszak alatt



12. ábra. A Shannon diverzitás (folytonos vonal) és a fajszám (szaggatott vonal) változásai a kísérleti medencében a mérgezést követően

szervesanyag-termelés és (főleg a mérgezést követő napokban) kistömegű a raktározott biomassa. A pionír jellegre utal a kezdeti kevésfajúság s a detritusz utak elsődlegessége helyett a herbivor kapcsolatok fontossága. Így erre az időbeli változásra valóban jó az aklimax megjelölés.

## VIII. A DIREKCIONALITÁSRÓL, NÉHÁNY NYITOTT KÉRDÉS

A bevezetőben a fitoplankton-társulások szukcessziója alatt a társulás-mintázatok olyan sorozatos időbeli transzformációit értettük, melyek során minőségi változások zajlanak le, és direkcionális jellegük felismerhető. Direkcionalitás alatt — egyféle közelítésben — a „honnan? hová?” változások prediktabilitását is érthetjük. Terresztris növény-társulások esetén igen nagy valószínűséggel jósolható, hogy egy-egy zonális társulást ért „zavarás” után bizonyos peremfeltételek teljesülése esetén (pl., hogy ez ne érintsen „túl nagy” területet, hogy ne tartson „túl sokáig” stb.) többkevesebb idő elteltével az eredeti társulás fog visszatelepülni, vagyis a lezajló szukcesszió irányát elég pontosan meg lehet jósolni.

Fitoplankton-társulások esetén legalább kétféle direkcionalitással kell számolni: a szezonális szukcesszió és a hosszú távú szukcesszió direkcionalitásával, melyek egymásraépülése által egyféle *hierarchikus direkcionalitás* érvényesül. Ez egy spirálhasonlattal tehető képszerűvé, ahol a spirál egy-egy menete a szezonális szukcessziót, míg a menetek egymásutániséga a hosszú távú szukcessziót jelképezi. Világos, hogy a spirál menetemelkedése nem konstans érték, sőt a fő kérdés éppen az, hogy melyek azok a fázisok, melyekben a menetemelkedés kicsi, illetve nagy. Az előbbieket, amikor az egyes szezonális mintázatok elég nagy hűséggel követik egymást, perzisztens koegzisztenciális szerkezeteknek tekinthetők, míg az utóbbiak nem, ilyen szakaszokban a cönoszisztéma (rendszerként értelmezett társulás) vulnerabilitása sokkal nagyobb lehet. Célszerű az egymást szorosan követő, de lazább „menetekkel” elválasztott társulásszerkezeteket igazi szukcessziós fázisoknak tekinteni. A kellően sok ismétlésben jelentkező koegzisztenciális szerkezeteket („spirálsűrűsödéseket” pl. 87. o.) klimaxmintázatoknak is tekinthetjük, habár a klimaxfogalmat a limnológiai szakirodalom egyáltalán nem használja. Így az előbb említett fázisátmenetek valószínűségei, okai, a fázisok euklidészi távolságának mérése jelenti a fitoplankton szukcesszió kutatásának fő feladatát. Kérdéses, hogy ezeket az elmozdulásokat mennyire lehet cluster-dendrogram elmozdulásokkal megfogni. Csak kialakulóban van annak a modell-repertoárnak a kerete, mellyel a változásokat

érdemben le lehet írni. DUCKSTEIN (1979) a közelmúltban egy katasztrófa-elméleti interpretációval próbálkozott, emellett TILMAN (1977, 1981, TILMAN és mtsi. 1981, 1982) munkássága feltétlenül kiemelendő a kompetíciós modellek kidolgozása, illetve a MONOD-modellek (MONOD 1950) adaptálása terén. A teresztris növénytársulásokra leírt verbális modelleket eleve csak megszorításokkal lehet fitoplankton-társulásokra alkalmazni. Láttuk ezt az „aklimax”-szal kapcsolatos ellentmondások kapcsán, de a szukcesszió CLEMENTS-i sriesz jellege is sokszor kérdéses. Az ODUM-féle elképzelés már számos ponton sokkal jobban illeszthető, de dogmatikus értelmezése számos ellentmondáshoz vezetne, pl. a szukcesszió társuláskontrollált jellegét illetően.

A fitoplankton és általában a limnikus társulások szukcessziójának hézagos ismerete számos gyakorlati probléma megoldását teszi kétes kimenetelűvé. Így pl. napjainkban sok mesterséges víztér létesül különböző céllal (halastó, szennyvíz utótisztító, tározó stb.; az általában „man made lakes”-ként említett vizek sajátságait McCONNEL — 1965 — cikke foglalja össze). Számos esetben azonban éppen a használatot akadályozza a fitoplankton „nem megfelelő” szukcessziója, gondoljunk arra: mennyi problémát jelenthet egy ivóvíz kivételi mű tározójának túlalgasodása, vagy ha egy halastóban krónikusan nem sikerül kiküszöbölni bizonyos „kellemetlen” algafajok jelenlétét. Többnyire arra nézve is részleges a tudásunk, hogy egy-egy nagyobb, újonnan létrehozott tározóban miért olyan sokáig fluktuatív jellegűek a fitoplankton szezonális mintázatai, miért áll be olyan nehezen egy-egy viszonylag nagy hűséggel ismétlődő szezonális mintázat. A fitoplankton szukcessziójának hiányos ismeretéből fakad az is, hogy nem tudjuk, mennyire járhatóak az utak, a „spirál” visszafelé, azaz milyenek a reverzibilitás esélyei, feltételei. A Balatonnal kapcsolatos sokmilliárdos vízvédelmi intézkedések elsődleges célja, hogy a várható „lag-periódus” után a fitoplankton mennyiségi mutatói csökkenjenek. De vajon várható-e, hogy a még 20 évvel ezelőtt is jellegzetes társulásszerkezet visszaálljon? Erre nézve pedig egyelőre semmilyen felelős predikció nem tehető.

## IRODALOM

- AHLGREEN, A. (1980): Effects on algal growth rates by multiple nutrient limitation. Arch. Hydrobiol. 89, 43—53.
- BAILEY-WATTS, A. E., LUND, J. W. G. (1973): Observations of diatom-bloom in Loch Leven, Scotland Biol. J. Linnean Soc. 5, 235—253.
- BARICA, J., KLING, H., GIBSON, J. (1980): Experimental manipulation of algal bloom composition by nitrogen addition. Can. J. of Fish. and Aqu. Sci. 37, 1175—1183.



- BAUMERT, H. (1979): System analysis of silica-diatom interaction. *Int. Rev. der ges. Hydrobiol.* **64**, 457—473.
- BAYBUTT, R. I., MAKAREWICZ, J. C. (1981): Multivariate analysis of the Lake Michigan phytoplankton community at Chicago. *Bull. of the Torrey Bot. Club* **108**, 255—267.
- BODNÁR E., DÉVAI GY., DÉVAI I., G. TÓTH L., HEIM, S., KOVÁCS A., MOLDOVÁN I., PADISÁK J., WITTNER I. (1981): Esettanulmány a hidrobiológiai kölcsönhatásokról egy szennyvíztisztító berendezésben. *Acta Biologica Debrecina* **18**, Suppl. **1**, 1—292.
- BONIN, D. J., MAESTRINI, S. Y. (1981): Importance of organic nutrients for phytoplankton growth in natural environments: implications for algal species succession. *Can. Bull. of Fish. and Aqu. Sci.* **210**, 279—291.
- BONIN, D. J., MAESTRINI, S. Y., LEFTLEY, J. W. (1981a): The role of hormones and vitamins in species succession of phytoplankton. *Can. Bull. of Fish. and Aqu. Sci.* **210**, 310—322.
- BONIN, D. J., MAESTRINI, S. Y., LEFTLEY, J. W. (1981b): Some processes and physical factors that affect the ability of individual species of algae to compete for nutrient partition. *Can. Bull. of Fish. and Aqu. Sci.* **210**, 292—309.
- BURIAN, K., SIEGHARDT, H. (1979): The primary producers of the Phragmites belt, the energy utilization and water balance. In: LÖFFLER, H. (ed.) *Neusiedlersee: the limnology of a shallow lake in Central Europe*, 251—272. Junk Publ., The Hague—Boston—London
- DÉVAI GY., JUHÁSZ-NAGY P., DÉVAI I. (1983): Javaslat a vízminőség fogalomrendszerének egységes értelmezésére. *Acta Biologica Debrecina*, in press.
- DOKULIL, M. (1979): Optical properties, colour and turbidity. In: LÖFFLER, H. (ed.) *Neusiedlersee: the limnology of a shallow lake in Central Europe*, 151—167. Junk Publ., The Hague—Boston—London
- DUCKSTEIN, L. (1979): Modeling of phytoplankton dynamics using catastrophe theory. *Water Resources Research* **15**, 1189—1194.
- ENTZ, B. (1980): Physical and chemical microstratification in the shallow Lake Balaton and their possible biotic and abiotic aspects. In: DOKULIL, M.—METZ, H.—JEWSON, D. (eds) *Developments in hydrobiology 3. Shallow lakes. Contributions to their limnology*, 63—72. Junk Publ., The Hague—Boston—London
- ERDŐS G. (1982): Az élet kezdetei a Földön. — In: VIDA G. (szerk.) *Evolúció II. Az élővilág evolúciója*, 11—36. Natura, Budapest
- FELFÖLDY L. (1981a): A vizek környezettana. Általános hidrobiológia. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest
- FELFÖLDY L. (1981b): Balaton-kutatás, Balaton-védelem — a környezetbiológus felelőssége. *Természet Világa* **112**, 102—106.
- GLEASON, H. A. (1926): The individualistic concept of the plant association. *Torrey Bot. Club Bull.* **53**, 7—26.
- GOLDMAN, C. R. (1960): Molybdenum as a factor limiting primary productivity in Castle Lake, California. *Science* **132**, 1016—1017.
- GOLDMAN, C. R. (1964): Primary productivity and micronutrient limiting factors in some North American and New Zealand lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **15**, 365—374.
- G.-TÓTH, L. (1982): Über die Zusammensetzung der im Wasser des Balatonsees suspendierten Stoffe und einige Beobachtungen über deren Einfluss auf die Nahrungs-

- aufnahme einiger Zooplankters. Biol. Forsch. Inst. Bgld. Bericht 43, 145—156.
- G.-Tóth, L., N. P. ZÁNKAI (1985): Feeding of *Cyclops vicinus* (Uljanin) (Copepoda: Cyclopoida) in lake Balaton on the basis of gut content analyses. *Hydrobiologia* 122, 251—260.
- G.-TÓTH, L., PADISÁK, J. (1978): Short term investigations of the phytoplankton of Lake Balaton. *Acta Botanica Acad. Sci. Hung.* 24, 187—204.
- HEANEY, S. I., TAILLING J. F. (1981): *Ceratium hirundinella* — ecology of a complex, mobile, and successful plant. *An. Rep. of the Freshw. Biol. Ass.* 48, 26—40.
- HERODEK, S., TAMÁS, G. (1973): The primary production of phytoplankton in Lake Balaton April—September 1972. *Annal. Biol. Tihany* 40, 207—218.
- HOLTAN, H. (1979): The Lake Mjøsa story. *Ergebn. Limnol.* 13, 242—258.
- HUMMON, W. D. (1974): A similarity index based on shared species diversity used to assess temporal and spatial relations among intertidal marine *Gastrotricha*. *Oecologia (Berl.)* 17, 203—220.
- HUNTSMAN, S. A., SUNDA, W. G. (1980): The role of trace metals in regulating phytoplankton growth. In: MORRIS, J. (ed.) *The Physiological Ecology of Phytoplankton*, 285—328. Univ. Calif. Press, Berkeley
- HUSTEDT, F. (1959a): Die Diatomeenflora des Neusiedler Sees im österreichisches Burgenland. *Öst. Bot. Z.* 106, 390—430.
- HUSTEDT, F. (1959b): Bemerkungen über die Diatomeenflora des Neusiedlersees und des Salzlackengebietes. *Landschaft Neusiedlersee, Wiss. Arb. Bgld.* 23, 129—133.
- HUSTEDT, F. (1959c): Die Diatomeenflora des Salzlackengebietes im österreichischen Burgenland. *Sitz. Ber. Österr. Akad. Wiss., Math.-nat. Kl. I.* 168, 387—452.
- HUTCHINSON, G. E. (1961): The paradox of plankton. *Amer. Nat.* 95, 137—146.
- HUTCHINSON, G. E. (1967): *Treatise on limnology. Vol. II. Introduction to lake biology and the limnoplankton.* Wiley Intersci. Publ., New York
- ISTVÁNOVICS V. (1982): A balatoni fitoplankton fozsfor felvétele és tápanyag limitáltsága. — *Egyet. dokt. ért., ELTE Állatrendszertani és Ökológiai Tanszék, Budapest*
- JUHÁSZ-NAGY P. (1976): Egy operatív ökológia hiánya és szükséglete. Első rész. A hiány és a „negatívumok”. *MTA Biol. Oszt. Közl.* 12, 441—464.
- JUHÁSZ-NAGY P., VIDA G. (1978): Szupraindividuális organizáció. In: CSABA Gy. (szerk.) *A biológiai szabályozás* 337—406, Medicina, Budapest
- KERR, P. C., BROCKWAY, D. C., PARIS, D. G., BARNETT, J. T. (1972): The interrelation of carbon and phosphorous in regulating heterotrophic and autotrophic populations in an aquatic environment. In: LIKENS, G. E. (ed.) *Nutrients and Eutrophication: The Limiting Nutrient Controversy*, 41—62. *Am. Soc. Limnol. Oceanogr. Spec. Symp.* 1., Allen Press, Lawrence, Kans.
- KILHAM, P. (1971): A hypothesis concerning silica and the freshwater plankton diatoms. *Limnol. Oceanogr.* 16, 10—18.
- KISS I. (1955): Meteorobiológiai vizsgálatok növényi mikroszervezeteken. *Hidrológiai Közlöny* 35, 343—352.
- KISS I. (1958): A vízvirágzásról. *Hidrológiai Közlöny* 38, 381—388.
- KUENTZEL, L. E. (1969): Bacteria, carbon dioxide, and algal blooms. *J. Water Poll. Contr. Fed.* 41, 1737—1747.
- LEFÉVRE, M., JAKOB, H., NISBET, M. (1952): Auto- et heteroantagonismes chez les algues d'eau douce. *Ann. Stat. Centr. Hydrobiol. Appl.* 4, 5—198.

- LI, W. K. W. (1980): Temperature adaptation in phytoplankton: cellular and photosynthetic characteristics. In: FALKOWSKI, P. G. (ed.) *Primary Productivity in the Sea*, 259—279. Plenum Press, New York and London
- LUND, J. W. G. (1959): Buoyancy in relation to the ecology of the freshwater phytoplankton. *Brét. Phycol. Bull.* 1, 1—17.
- LUND, J. W. G. (1978): Experiments with lake phytoplankton in large enclosures. *Annual Report of the Freshw. Biol. Ass.* 45, 31—39.
- LYNCH, M., SHAPIRO, J. (1981): Predation, enrichment, and phytoplankton community structure. *Limnol. Oceanogr.* 26, 86—102.
- MAESTRINI, S. Y., BONIN, D. J. (1981a): Competition among phytoplankton based on inorganic macronutrients. *Can. Bull. of Fish. and Aqu. Sci.* 210, 264—278.
- MAESTRINI, S. Y., BONIN, D. J. (1981b): Allelopathic relationships between phytoplankton species. *Can. Bull. of Fish. and Aqu. Sci.* 210, 323—338.
- MAKAREVICZ, J. C., BAYBUTT, R. I. (1981): Long-term (1927—1978) changes in the phytoplankton community of Lake Michigan at Chicago. *Bull. of the Torrey Bot. Club* 108, 240—254.
- MARGALEF, R. (1958): Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton. In: BUZZATI-TREVERSO (ed.) *Perspectives of marine biology*, 323—349. Univ. Calif. Press, Berkeley
- MCCAULEY, E., BRYAND, F. (1979): Zooplankton grazing and phytoplankton species richness: field tests of the predation hypothesis. *Limnol. Oceanogr.* 24, 243—252.
- MCCONNEL, R. L. (1965): Man-made lakes. *Nature* 208, 1039—1042.
- MECHLING, J. A., KILHAM, S. S. (1982): Temperature effect on silicon limited growth of the Lake Michigan diatom *Stephanodiscus minutus* (Bacillariophyceae). *J. Phycol.* 18, 199—205.
- MELACK, J. M. (1979): Temporal variability of phytoplankton in tropical lakes. *Oecologia (Berl.)* 44, 1—7.
- MONOD, J. (1950): La technique de culture continue; theorie et application. *Ann. Inst. Pasteur (Paris)* 79, 390—410.
- PADISÁK J. (1979): Algatársulások tér-idő mintázatainak vizsgálata. Egyet. dokt. ért. ELTE Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék, Budapest
- PADISÁK J. (1980a): A balatoni fitoplankton társulások mikroheterogenitásának vizsgálata diverzitás- és clusteranalízissel. *Bot. Közlem.* 68, 149—159.
- PADISÁK, J. (1980b): Short-term studies on the phytoplankton of Lake Balaton in the summers of 1976, 1977 and 1978. *Acta Botanica Acad. Sci. Hung.* 26, 397—416.
- PADISÁK, J. (1981): Seasonal changes of phytoplankton in the Hungarian part of Lake Fertő. *Biol. Forsch. Inst. Bgld. Bericht* 42, 39—50.
- PADISÁK, J. (1983): A comparison between the phytoplankton of some brown-water lakes enclosed with reed-belt in the Hungarian part of Lake Fertő. *Biol. Forsch. Inst. Bgld. Bericht* 47, 133—155
- PAERL, H. W. (1982): Factors limiting productivity of freshwater ecosystems. In: MARSHALL, K. C. (ed.) *Advances in Microbial Ecology* Vol. 6, 75—110, Plenum Press, New York and London
- PANKIN, W. (1945): Zur Entwicklungsgeschichte der Algensoziologie und zum Problem der „echten“ und „zugehörigen“ Algengesellschaften. *Arch. Hydrobiol.* 41, 92—110.
- PORTER, K. G. (1977): The plant-animal interface in freshwater ecosystems. *Amer. Sci.* 65, 159—170.

- PRATT, R., FONG, J. (1940): Studies on *Chlorella vulgaris* II. Further evidence that *Chlorella* cells form a growth-inhibiting substance. *Am. J. Bot.* 27, 431—436.
- PROVASOLI, L., CARLUCCI, A. F. (1974): Vitamins and growth regulators. In: STEWARD, W. D. P. (ed.) *Algal physiology and biochemistry*. Botanical Monographs 10, 741—771. Blackwell Sci. Publ., Oxford—London—Edinburgh—Melbourne
- RAJCZY, M., PADISÁK, J. (1983): DIVDROP analysis — a new method for interpretation of species importance in diversity changes. *An. Hist.-nat. Mus. Nat. Hung.* 75, 97—105.
- RHEE, G. Y. (1980): Continuous culture in phytoplankton ecology. In: DROOP, M. R. and JANNASCH, H. W. (eds) *Advances in Aquatic Microbiology* Vol. 2, 151—203, Academic Press, New York
- RHEE, G. Y. (1982): Effects of environmental factors and their interaction on phytoplankton growth. In: MARSHALL, K. C. (ed.) *Advances in Microbial Ecology* Vol. 6, 33—74, Plenum Press, New York—London
- RHEE, G. Y., GOTHAM, I. J. (1981a): The effect of environmental factors on phytoplankton growth. — Temperature and interactions with nutrient limitation. *Limnol. Oceanogr.* 26, 635—648.
- RHEE, G. Y., GOTHAM, I. J. (1981b): The effect of environmental factors on phytoplankton growth. — Light and the interactions of light with nutrient limitation. *Limnol. Oceanogr.* 26, 649—659.
- SCHINDLER, D. W. (1977): Evolution of phosphorous limitation in lakes: natural mechanisms compensate for deficiencies of nitrogen and carbon in eutrophied lakes. *Science* 195, 260—262.
- SCHINDLER, D. W. (1980): The effect of fertilization with phosphorous and nitrogen versus phosphorous alone of experimental lakes. *Limnol. Oceanogr.* 25, 1149—1152.
- SHAPIRO, J., GLASS, G. E. (1975): Synergistic effects of phosphate and manganese on growth of Lake Superior algae. *Verh. Int. Verein. Limnol.* 19, 395—404.
- SNEATH, P. H. A., SOKAL, R. R. (1973): Numerical taxonomy. Principles and practices of numerical classification. W. H. Freeman, San Francisco
- SOMMER, U. (1980): The role of r- and K-selection in the succession of phytoplankton in Lake Constance. *Acta Oecologica Oecol. Gener.* 2, 327—341.
- SQUIRES, L. E., WHITING, M. C., BROTHERRSON, J. D. (1979): Competitive displacement as a factor influencing phytoplankton distribution in Utah Lake, Utah. *Great Basin Naturalist* 39, 245—252.
- TAMÁS, G. (1975): Horizontally occurring phytoplankton investigations in Lake Balaton, 1974. *Annal. Biol. Tihany* 42, 219—279.
- THURLOW, D. L., DAVIS, R. B., SASSEWILK D. R. (1975): Primary productivity, phytoplankton populations and nutrient bioassays in China Lake, Maine, USA. *Verh. Int. Verein. Limnol.* 19, 1029—1036.
- TILMAN, D. (1977): Resource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach. *Ecology* 58, 338—348.
- TILMAN, D. (1981): Tests of resource competition theory using four species of Lake Michigan algae. *Ecology* 62, 802—815.
- TILMAN, D., MATTSO, M., LAUGER, S. (1981): Competition and nutrient kinetics along a temperature gradient: an experimental test of a mechanistic approach to niche-theory. *Limnol. Oceanogr.* 26, 1020—1033.
- TILMAN, D., KILHAM, S. S., KILHAM, P. (1982): Phytoplankton community ecology. The role of limiting nutrients. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13, 349—372.

- UHERKOVICH, G. (1965): Beiträge zur Kenntnis der Algenvegetation der Natron — Soda (-szik) Gewässer Ungarns I. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 11, 263—280.
- UHERKOVICH, G. (1970a): Beiträge zur Algenflora der Natron- (szik-) Gewässer Ungarns. Kiesel-Algen aus dem Teich Ószeszek. *Acta Biologica Szeged* 16, 99—108.
- UHERKOVICH, G. (1970b): Beiträge zur Kenntnis der Algenvegetation der Natron- (szik-) Gewässer Ungarns III. Das Phytoseston der Natronteiche bei Kunfehértó. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 16, 405—426.
- WALL, D., BRIAND, F. (1980): Spatial and temporal overlap in lake phytoplankton communities. *Arch. Hydrobiol.* 88, 45—57.
- WATT, A. S. (1947): Pattern and process in the plant community. *J. Ecol.* 35, 1—22.
- WHITTAKER, R. H. (1974): Climax concepts and recognition. In: KNAPP, R. (ed.) *Handbook of vegetation science* 8, 139—154. Junk Publ. The Hague
- WHITING, M. C., BROTHERRSON, J. D., RUSHFORTH, S. R. (1978): Environmental interaction in summer algal communities. *Great Basin Naturalist* 38, 31—41.
- WOLFE, J. M., RICE, E. L. (1979): Allelopathic interactions among algae. *J. of Chem. Ecol.* 5, 533—542.
- YORDER, J. A. (1979): Effect of temperature on light limited growth and chemical composition of *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae). *J. Phycol.* 15, 362—370.